

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DANILO FRANCELINO FUCKNER LEONEL

PROJEÇÕES DE UM MODELO DE PREDACÃO SELETIVA

CURITIBA

2014

DANILO FRANCELINO FUCKNER LEONEL

PROJEÇÕES DE UM MODELO DE PREDÇÃO SELETIVA

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Métodos Numéricos em Engenharia, Área de Concentração em Programação Matemática, do Departamento de Matemática, Setor de Ciências Exatas e do Departamento de Construção Civil, Setor de Tecnologia, Universidade Federal do Paraná, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Métodos Numéricos em Engenharia.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dra. Liliana Madalena Gramani

Coorientador: Prof. Dr. Carlos Henrique dos Santos

CURITIBA

2014

Leonel, Danilo Francelino Fuckner

Projeções de um modelo de predação seletiva / Danilo Francelino Fuckner Leonel. – Curitiba, 2014.

82 f. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Exatas e Setor Tecnologia, Programa de Pós-Graduação em Métodos Numéricos em Engenharia

Orientadora: Liliana Madalena Gramani

Coorientador: Carlos Henrique dos Santos

Bibliografia: p. 74-76

1. Biomatemática. 2. Análise qualitativa. 3. Projeções. I. Gramani, Liliana Madalena. II. Santos, Carlos Henrique dos. II. Título.

CDD 510.24574

## TERMO DE APROVAÇÃO

DANILO FRANCELINO FUCKNER LEONEL

PROJEÇÕES DE UM MODELO DE PREDACÃO SELETIVA.

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de mestre no Programa de Pós-Graduação em Métodos Numéricos em Engenharia, da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte banca examinadora:



Prof. Dr. Carlos Henrique dos Santos.

Coorientador – Membro do Dep. de Matemática da UFPR.



Prof.ª Dr.ª Ailin Ruiz de Zarate Fabregas

Membro do Dep. de Matemática da UFPR



Prof. Dr. Higidio Portillo Oquendo.

Membro do Dep. de Matemática da UFPR



Prof. Dr. Luis Antonio Ribeiro de Santana.

Membro do Dep. de Matemática da UFPR

Curitiba, 11 de setembro 2014

À minha família,

## **AGRADECIMENTOS**

A todos que contribuíram direta ou indiretamente.

Vielen Dank!

## RESUMO

Sabe-se que o estudo da estabilidade de pontos críticos para sistemas de equações diferenciais ordinárias com mais do que duas equações não-lineares tem limitações, por causa da complexidade dos parâmetros e da difícil compreensão geométrica da dinâmica. Apresenta-se a fundamentação teórica da teoria qualitativa de equações diferenciais e uma introdução aos modelos matemáticos em ecologia. Realizou-se a revisão de um modelo de predação seletiva na ocorrência de doença contagiosa na população de presas. E a partir desse modelo, propõe-se o estudo de projeções do sistema de equações diferenciais. As projeções consideradas de interesse são as dos planos com origem nos pontos críticos do sistema. Como observado, os sistemas que descrevem as projeções podem ter pontos críticos que não são projeções dos pontos críticos do sistema.

Palavras-chave: Biomatemática, predação seletiva, predador-presa, análise qualitativa, projeções.

## **ABSTRACT**

It is known that the study of the stability of critical points of ordinary differential equations for systems with more than two non-linear equations has limitations due to the complexity of parameters and the difficulty to understand the geometric dynamics. We present the theoretical basis of qualitative theory of differential equations and an introduction to mathematical models in ecology. We conducted a review of a model of selective predation in the occurrence of contagious disease in the prey population. And from this model, we propose the study of the projections of differential equations. The projections considered of interest are the plans formed from the critical points of the system. As noted, the systems that describe the projections may have critical points which are not projections of the critical points of the system.

Key-words: Biomathematics, selective predation, predator-prey, qualitative analysis, projections.



## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES DE (5) COM $\alpha = 1 > 0$ , $\alpha = 0$ E $\alpha = -1 < 0$ , PARA A CONDIÇÃO INICIAL $x(0) = 1,5$ . ....	18
FIGURA 2 – COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES DE (6) COM $\alpha = \kappa = 1$ , PARA A CONDIÇÕES INICIAIS $x(0) = 2$ , $x(0) = 1$ E $x(0) = 0,05$ . ....	20
FIGURA 3 – COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES PARA O SISTEMA DE LOTKA-VOLTERRA .....	36
FIGURA 4 – COMPORTAMENTO DAS RESPOSTAS FUNCIONAIS. ....	38
FIGURA 5 – COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES PARA O SISTEMA DE ROSENZWEIG-MACARTHUR. ....	42
FIGURA 6 – NULICLINAIS DO SISTEMA (46). ....	56
FIGURA 7 – PONTOS CRÍTICOS DO SISTEMA $uvw$ . ....	58
FIGURA 8 – POSIÇÃO DO PONTO DE EQUILÍBRIO $E_2$ E A CLASSIFICAÇÃO DA ESTABILIDADE. ....	62
FIGURA 9 – COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES PARA O SISTEMA (60). ..	66
FIGURA 10– NULICLINAIS, À ESQUERDA, E TRAJETÓRIA DO SISTEMA (60), À DIREITA, PARA ALGUNS VALORES DE $\varepsilon$ . A TRAJETÓRIA CONVERGE PARA O PONTO DE EQUILÍBRIO $E_2$ . FORAM UTILIZADOS OS PARÂMETROS: $a = 0,5$ ; $b = 2,5$ ; $d = 1,1$ ; $m = 7,0$ E $g = 0,26$ . CONDIÇÕES INICIAIS $u(0) = 1,2$ E $w(0) = 0,44$ .....	67
FIGURA 11– NULICLINAIS, À ESQUERDA, E TRAJETÓRIA DO SISTEMA (60), À DIREITA, PARA ALGUNS VALORES DE $\varepsilon$ . A TRAJETÓRIA CONVERGE PARA O CICLO LIMITE. FORAM UTILIZADOS OS PARÂMETROS: $a = 0,5$ ; $b = 2,5$ ; $d = 1,1$ ; $m = 7,0$ E $g = 0,26$ . CONDIÇÕES INICIAIS $u(0) = 1,2$ E $w(0) = 0,44$ .....	68
FIGURA 12– TRAJETÓRIAS DO SISTEMA (60) PARA ALGUNS VALORES DE $\varepsilon$ . FORAM UTILIZADOS OS PARÂMETROS: $a = 0,5$ ; $b = 2,5$ ; $d = 1,1$ ; $m = 7,0$ E $g = 0,26$ . ....	69

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1	– PROPRIEDADES DE ESTABILIDADE DE SISTEMAS LINEARES $x' = Ax$ COM $\det(A - \lambda I) = 0$ E $\det(A) \neq 0$ . . . . .	22
TABELA 2	– RELAÇÃO ENTRE O NÚMERO DE CÁLCULOS DE FUNÇÃO POR PASSO, OU SEJA, O NÚMERO DE ESTÁGIOS DO MÉTODO COM A ORDEM DO ERRO DE TRUNCAMENTO LOCAL. . . . .	45

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b>	<b>11</b>
1.1 OBJETIVOS	12
1.1.1 Objetivo Geral	12
1.1.2 Objetivo Específico	12
1.2 JUSTIFICATIVA	13
1.3 ESTRUTURA DO TRABALHO	13
<b>2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA</b>	<b>15</b>
2.1 EQUAÇÕES DIFERENCIAIS ORDINÁRIAS	15
2.1.1 Existência e Unicidade de Soluções	16
2.1.2 Crescimento Exponencial	17
2.1.3 Crescimento Logístico	19
2.1.4 Adimensionalização	20
2.1.5 Sistemas Lineares	21
2.1.6 Sistemas Não-Lineares	23
2.1.7 Critério de Routh-Hurwitz	25
2.1.8 Método Direto de Lyapunov	27
2.1.9 Teorema de Poincaré-Bendixson	29
2.2 MODELOS MATEMÁTICOS EM ECOLOGIA	30
2.2.1 Predação	31
2.2.2 Modelo de Lotka-Volterra	32
2.2.3 Modelos Predador-Presa com Respostas de Holling	36
2.2.4 Modelo de Rosenzweig-MacArthur	39
2.3 MÉTODOS NUMÉRICOS	42

2.3.1 Método Runge-Kutta de Quarta Ordem .....	43
2.3.2 Convergência, Erros e Estabilidade .....	44
2.3.3 Sistemas de Equações de Primeira Ordem .....	45
<b>3 SISTEMA DE PREDÇÃO SELETIVA NA OCORRÊNCIA DE DOENÇA CON-</b> <b>TAGIOSA .....</b>	<b>47</b>
3.1 O MODELO SIP .....	47
3.2 EQUILÍBRIOS E ESTABILIDADE .....	49
3.3 NULICLINAIS .....	55
<b>4 PROJEÇÕES DE UM SISTEMA DE EQUAÇÕES DIFERENCIAIS ORDINÁ-</b> <b>RIAS .....</b>	<b>57</b>
4.1 PROJEÇÕES DO SISTEMA <i>SIP</i> .....	57
4.1.1 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_0$ .....	58
4.1.2 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_1$ .....	59
4.1.3 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_3$ .....	59
4.1.4 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_2$ .....	60
4.2 ANÁLISE DO SISTEMA $_{uvw}$ PARA $v = \frac{a(1-d)}{(a+1)}$ .....	60
<b>5 CONCLUSÃO .....</b>	<b>70</b>
5.1 TRABALHOS FUTUROS .....	72
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>74</b>
<b>APÊNDICE A – SISTEMAS PREDADOR-PRESA .....</b>	<b>77</b>
A.1 SISTEMA DE GAUSE .....	77
A.2 SISTEMA DE KOLMOGOROV .....	78
<b>APÊNDICE B – PROGRAMAS .....</b>	<b>80</b>
B.1 PROGRAMA IMPLEMENTADO EM PYTHON 3.2 .....	80
B.2 PROGRAMA IMPLEMENTADO EM MATLAB .....	81

## 1 INTRODUÇÃO

No estudo dos sistemas naturais são aplicadas diversas técnicas pelos ecólogos. A observação, o desenvolvimento de hipóteses e o teste das hipóteses são as mais importantes das técnicas. A realização de experimentos no sistema natural é uma ferramenta importante no teste das hipóteses, mas podem ocorrer dificuldades para isso. Quando o ambiente não se presta à experimentação, a forma de contornar o problema é utilizar modelos matemáticos.

Tendo ciência da complexidade de um sistema natural e das limitações das ferramentas matemáticas, é necessária a simplificação do problema, para que então possamos entender, por vários conjuntos de interações, uma parte de sua realidade.

Em 1798, Thomas Robert Malthus publicou o livro “An Essay to the Principle Population” (MALTHUS, 1798), onde supôs o crescimento da população como exponencial e em um mesmo momento a produção de alimentos com crescimento aritmético, de forma a não satisfazer a procura pela demanda. Ele argumentou que a menos que a população seja marcada por desastres como epidemias, fome ou guerras, seriam a pobreza generalizada e a degradação resultados inevitáveis. Após 40 anos da publicação do estudo de Malthus, foi introduzida nos estudos de ecologia, por Pierre François Verhulst, a equação do crescimento logístico (VERHULST, 1938). Ela é a equação mais simples de crescimento populacional considerando recursos limitados. Mais detalhes sobre essa equação, exemplos e análise das soluções são encontradas em Keshet (2005), Murray (2002).

Foi durante o século XX que surgiram os primeiros modelos considerando interações populacionais. A partir da equação logística, Alfred J. Lotka (1880-1949) e Vito Volterra (1860-1940) criaram, separadamente, um modelo para competição. Ambos também desenvolveram o modelo mais simples para um sistema predador-presa, que

leva os seus sobrenomes, o modelo de Lotka-Volterra. Volterra procurava entender a dinâmica entre o pescado de fanecas e os tubarões no Mar Adriático (VOLTERRA, 1926), problema proposto pelo biólogo italiano D’Ancona. Já Lotka encontrou as equações na modelagem de um problema de reações químicas. Encontra-se em Begon, Townsend e Harper (2007) o estudo ecológico do sistema e em Boyce (2006) o estudo matemático.

Também no século XX foram desenvolvidas muitas ferramentas matemáticas que contribuem para o estudo de modelos de equações diferenciais ordinárias. A *teoria de estabilidade* e a análise geométrica dos planos de fase, em conjunto com as ferramentas computacionais são fundamentais para a compreensão dos modelos. O estudo qualitativo das soluções de um modelo permite interpretações ricas para os problemas. Encontra-se uma introdução ao assunto em Keshet (2005) e em Sotomayor (1979).

## 1.1 OBJETIVOS

Dissertar sobre as formas de obter informações de modelos matemáticos, descritos por equações diferenciais ordinárias, a partir da situação de dinâmica de predação na ocorrência de doença infecciosa.

### 1.1.1 Objetivo Geral

Descrever as ferramentas matemáticas utilizadas no estudo de modelos de dinâmica de predação. Verificar a possibilidade do estudo de projeções dos sistemas de equações diferenciais como alternativa para descrever a dinâmica do sistema.

### 1.1.2 Objetivo Específico

Em (DAS; ROY; CHATTOPADHYAY, 2009), foi estudado um sistema, com três equações diferenciais ordinárias, descrevendo a dinâmica de predação seletiva na

ocorrência de doença contagiosa na população de presas. Com o objetivo de compreender a dinâmica do modelo formulado, foi proposto pelos autores, o estudo das populações duas a duas, a partir da ausência da terceira. Com o mesmo objetivo, propõe-se o estudo das projeções do sistema. Observa-se que a simplificação feita por Das, Roy e Chattopadhyay (2009) se trata de projetar o sistema de três equações nos planos de cada uma das coordenadas do ponto de equilíbrio nulo. Dessa forma, além das projeções nas coordenadas do ponto de equilíbrio nulo, também propõe-se o estudo dos sistemas das projeções das coordenadas de todos os pontos de equilíbrio.

## 1.2 JUSTIFICATIVA

É cada vez mais frequente o desenvolvimento de modelos matemáticos para explorar interações predador-presa com a ocorrência de infecções em alguma das populações (DAS; ROY; CHATTOPADHYAY, 2009; KOOI; VOORN; DAS, 2011; HILKER; MALCHOW, 2006; SIEKMANN; MALCHOW; VENTURINO, 2010; RODRIGUES; OSSANI; MISTRO, 2013). Esses modelos tem explorado a dinâmica da transmissão dessas infecções com a ocorrência de contato entre as espécies. Porém, a interpretação da dinâmica do sistema se torna mais difícil a medida que o número de variáveis e parâmetros aumenta. Em alguns casos, torna-se complicado, até mesmo, escrever as expressões para os pontos de equilíbrio, inviabilizando o estudo da estabilidade. Por exemplo, como ocorre em Rodrigues, Ossani e Mistro (2013), onde não foi realizado o estudo de estabilidade do ponto crítico com a situação de coexistência das três populações.

## 1.3 ESTRUTURA DO TRABALHO

O trabalho inicia-se com o capítulo 2, dedicado à fundamentação teórica. Ele está separado em três seções: equações diferenciais ordinárias, modelos matemáticos em ecologia e métodos numéricos. O foco da primeira seção é resumir alguns dos principais resultados de equações diferenciais ordinárias referentes à análise qualitativa de

soluções. São, brevemente, explicados os primeiro e segundo métodos de Lyapunov. Na seção de modelos matemáticos em ecologia, é feita uma pequena introdução à dinâmica de predação e após é realizado o estudo do modelo de Lotka-Volterra. Depois são apresentadas algumas maneiras de melhorar modelos predador-presa. E, em seguida, é realizado o estudo do modelo de Rosenzweig-MacArthur. A última seção apresenta o método de Runge-Kutta de quarta ordem, como alternativa de resolução numérica de equações e sistemas de equações diferenciais ordinárias.

O capítulo 3 tem por objetivo apresentar o modelo de predação seletiva na ocorrência de doença contagiosa proposto por Leonel (2011). São feitas correções nas contas e demonstrações apresentadas no estudo de estabilidade dos equilíbrios.

O estudo de projeções de sistemas de equações diferenciais é a proposta do capítulo 4. O modelo apresentado no capítulo 3 é utilizado como exemplo. A partir dele são feitas as projeções e uma delas é estudada em detalhes.

O apêndice A traz alguns resultados referentes aos sistemas de Gause e Kolmogorov, os quais são utilizados em demonstrações no capítulo 4.

Para criar as figuras do trabalho foram utilizados os programas pplane8, odesolve, rk4 e ode45, do Matlab, o programa Geogebra e a biblioteca Matplotlib do Python. Foi implementado o método Runge-Kutta de quarta ordem na linguagem Python 3.2, para isso, foi utilizada a biblioteca Numpy. O programa está no apêndice B.



## 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

As equações diferenciais possibilitam um olhar matemático para os fenômenos a nossa volta. Com elas é possível expressar e compreender problemas físicos, químicos, econômicos e até mesmo biológicos. Mesmo de maneira determinística, simplificando a complexidade dos fenômenos em sua realidade, as equações diferenciais possibilitam previsões e a tomada de decisão em diversas situações.

### 2.1 EQUAÇÕES DIFERENCIAIS ORDINÁRIAS

Uma equação descrita por  $F(t, x, x', x'', \dots, x^{(m)}) = 0$ , onde  $x$  é uma função de uma variável, é chamada de equação diferencial ordinária. Uma equação diferencial ordinária de primeira ordem pode ser definida como:

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x), \quad (1)$$

onde  $f : W \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ .

Quando a variável  $t$  não está explícita em  $f$ , a equação:

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad (2)$$

com  $f : D \subset \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ , é chamada de equação diferencial *autônoma*. Já a equação com a variável  $t$  explícita, como em (1), é chamada de equação diferencial *não-autônoma*.

**Definição 2.1.1** *Sejam  $\mathbb{E} = \mathbb{R}^n$  um espaço euclidiano  $n$ -dimensional e  $\Omega$  um subconjunto aberto de  $\mathbb{R} \times \mathbb{E}$ . Uma função diferenciável  $\phi : I \rightarrow \mathbb{E}$  é chamada de solução da equação (1) no intervalo  $I$  se:*

- i. o conjunto  $\{(t, \phi(t)); t \in I\} \subset \Omega$  e*

- ii.  $\frac{d\phi}{dt}(t) = f(t, \phi(t)) \quad \forall t \in I$ . Se  $t$  é um ponto extremo do intervalo  $I$ , a derivada é a derivada lateral respectiva.

No caso de uma equação diferencial autônoma, como (2), sabe-se ainda, pela definição de sistema dinâmico (HIRSCH; SMALE; DEVANEY, 2004; SOTOMAYOR, 1979), que a função continuamente diferenciável  $\phi : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  onde  $\phi(t, x) = \phi_t(x)$  satisfaz:

- i.  $\phi_0 : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  é a função identidade, ou seja,  $\phi_0(x_0) = x_0$ ;
- ii.  $\phi_t \circ \phi_s = \phi_{t+s}$  para cada  $t, s \in \mathbb{R}$ .

### 2.1.1 Existência e Unicidade de Soluções

As equações diferenciais podem depender de alguma condição inicial em determinados problemas. Quando isso ocorre, o conjunto da equação diferencial com a condição inicial é chamado de *problema de Cauchy* ou *problema de valor inicial*, resumidamente PVI. Por exemplo:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x), \\ x(t_0) &= x_0. \end{aligned} \tag{3}$$

onde  $f : D \subset \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ .

Existe um resultado geral afirmando que, dentro de algumas hipóteses restritivas, as soluções de equações diferenciais não se intersectam. Para escrever esse teorema é necessário definir a continuidade de uma função no sentido de Lipschitz. Isso significa que uma determinada função  $f(x)$  é contínua e também satisfaz uma desigualdade.

**Definição 2.1.2** Uma função  $f : D \rightarrow \mathbb{R}$  com domínio  $D \subset \mathbb{R}$ , aberto e conexo, é chamada de *Lipschitz contínua* se existe uma constante  $L > 0$  tal que  $|f(x) - f(y)| \leq L|x - y|$  para todo  $x, y \in D$ .

**Teorema 2.1.1 (Picard-Lindelöf)** *Sejam  $f : D \rightarrow \mathbb{R}$  uma função Lipschitz contínua e  $x_0$  a condição inicial em  $D$ . Então, existe um  $\varepsilon > 0$  tal que o problema de valor inicial:*

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x), \\ x(0) &= x_0,\end{aligned}$$

*tem solução única  $x(t)$  para  $0 \leq t \leq \varepsilon$ .*

De maneira mais geral, com menos restrições, pode-se garantir a existência de soluções, porém perde-se a possibilidade de determinar a unicidade.

**Teorema 2.1.2 (Peano)** *Seja  $f$  contínua em  $\Omega = I_a \times B_b$ , onde  $I_a = \{t; |t - t_0| \leq a\}$  e  $B_b = \{x; |x - x_0| \leq b\}$ . Se  $|f| < M$  em  $\Omega$ , então*

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x) \tag{4}$$

*tem pelo menos uma solução em  $I_\alpha$ , onde  $\alpha = \min \left\{ a, \frac{b}{M} \right\}$ .*

Detalhes sobre os teoremas de existência e unicidade, bem como as demonstrações, encontram-se em Sotomayor (1979).

### 2.1.2 Crescimento Exponencial

Um exemplo simples de equação diferencial ordinária autônoma é:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x. \tag{5}$$

A solução de (5) é dada pela família de funções  $x_k(t) = ke^{\alpha t}$ . Se a equação (5) está acompanhada da condição  $x(t_0) = x_0$ , então pelo teorema 2.1.1 a solução única é  $x(t) = x_0 e^{\alpha(t-t_0)}$ . A partir da transformação  $\tau = t - t_0$ , obtém-se  $x(t_0 + \tau) = x_0 e^{\alpha\tau}$ . Sem perda de generalidade, pode-se considerar  $t_0 = 0$  na condição inicial. Assim a solução é  $x(\tau) = x_0 e^{\alpha\tau}$ .

Uma solução, dentre as possíveis descritas pela família de soluções de (5), é a solução constante  $x(t) = x_0$ . Soluções constantes como esta recebem o nome de *solução de equilíbrio* e são muito importantes no estudo das soluções de equações diferenciais.

A constante  $\alpha$  pode ser considerada como um parâmetro, pois para cada valor assumido por  $\alpha$  a equação diferencial muda e também as soluções. Assim, é interessante descrever qualitativamente o comportamento das soluções decorrente da mudança do sinal de  $\alpha$ .

Se  $\alpha > 0$ , então  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_0 e^{\alpha t}$  é  $\infty$  quando  $x_0 > 0$  e  $-\infty$  quando  $x_0 < 0$ .

Se  $\alpha = 0$ , então  $x_0 e^{\alpha t} = x_0$ .

Se  $\alpha < 0$ , então  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_0 e^{\alpha t} = 0$ .

O comportamento qualitativo das soluções está ilustrado na figura 1.

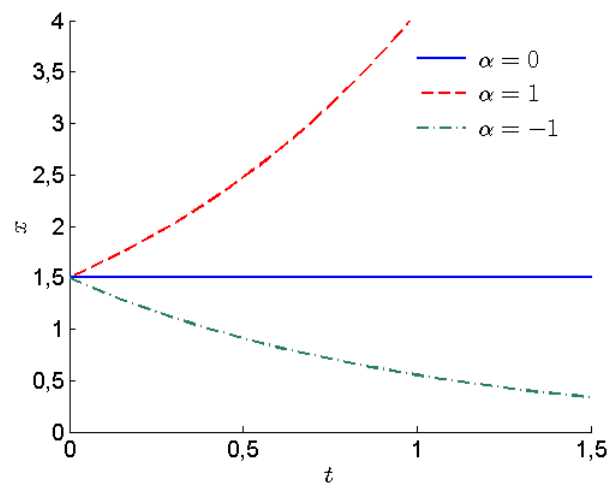


FIGURA 1: Comportamento das soluções de (5) com  $\alpha = 1 > 0$ ,  $\alpha = 0$  e  $\alpha = -1 < 0$ , para a condição inicial  $x(0) = 1,5$ .

Em termos biológicos, a equação (5) com  $\alpha > 0$  pode ser considerada como um modelo simples de crescimento populacional, onde a taxa de variação da densidade populacional é assumida como linear. Ou seja, a variação da densidade populacional descrita por  $\frac{dx}{dt}$  é igual ao crescimento diretamente proporcional menos o decréscimo diretamente proporcional, descrito por  $nx - mx$ , onde  $n$  é a taxa de natalidade

instantânea e  $m$  é a taxa de mortalidade instantânea. Desta forma, a constante  $\alpha$  pode ser interpretada como a taxa de crescimento instantânea, obtida da diferença entre a taxa de natalidade instantânea  $n$  pela taxa de mortalidade instantânea  $m$ , ou seja,  $\alpha = n - m$ .

Uma análise detalhada da equação diferencial (5), sob ponto de vista do crescimento populacional e apresentando exemplos empíricos pode ser encontrada em Gotelli (2007).

### 2.1.3 Crescimento Logístico

O crescimento exponencial de uma população não é um bom modelo populacional a longo prazo. De fato, ocorrem limitações do crescimento de populações devido a vários fatores, como espaço e alimento, por exemplo (GOTELLI, 2007). Considerando a possibilidade de regulação da população em suas taxas de natalidade e mortalidade, por influência destes fatores, Pierre P. Verhulst (1804-1849) propôs a equação:

$$\frac{dX}{dt} = \alpha X \left( 1 - \frac{X}{\kappa} \right), \quad (6)$$

onde  $\alpha > 0$  e  $\kappa > 0$ . A constante  $\alpha$  representa a taxa de crescimento instantânea e  $\kappa$  representa a *capacidade de suporte* do ambiente.

As soluções de equilíbrio podem ser obtidas sem encontrar uma expressão explícita para as soluções da equação. Se  $\frac{dX}{dt} = f(X)$  e busca-se por  $f(X) = 0$ , obtém-se  $X = 0$  e  $X = \kappa$ .

Ao considerar a condição inicial  $X(0) = X_0$  para a equação (6), com o método de separação de variáveis é possível escrever uma expressão para a função solução do PVI, como segue:

$$X(t) = \frac{X_0 \kappa}{X_0 + (\kappa - X_0)e^{-\alpha t}}. \quad (7)$$

Em particular, se  $X_0 = 0$ , então  $X(t) = 0$ , para todo  $t$ . Agora, se  $X_0 > 0$ , então

$\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = \kappa$ . Portanto, a solução  $X(t) = \kappa$  é uma *solução assintoticamente estável*. Biologicamente, isso indica que a população ficará próxima da capacidade de saturação  $\kappa$ , para qualquer tamanho inicial da população  $X_0 > 0$ .

Mais detalhes sobre o comportamento das soluções do modelo logístico podem ser encontrados em Boyce (2006) e sobre a interpretação biológica do modelo, com exemplos empíricos, em Weiss (2009) ou Vries *et al.* (2006).

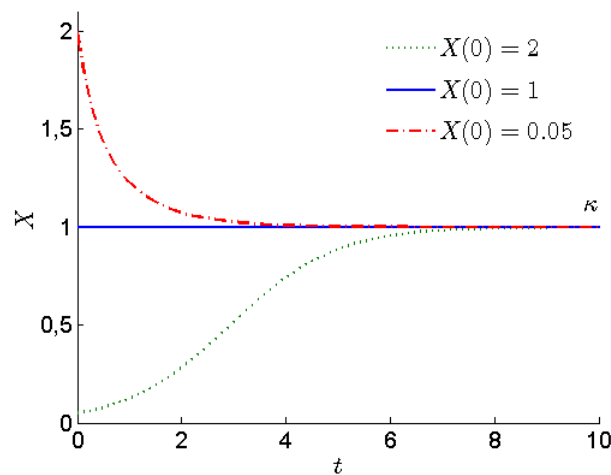


FIGURA 2: Comportamento das soluções de (6) com  $\alpha = \kappa = 1$ , para as condições iniciais  $x(0) = 2$ ,  $x(0) = 1$  e  $x(0) = 0,05$ .

#### 2.1.4 Adimensionalização

Muitos modelos possuem vários parâmetros livres. A matemática tem a vantagem de estudar o comportamento de um modelo para toda combinação de parâmetros. Uma importante técnica que reduz a quantidade de parâmetros sem modificar as propriedades dos modelos é chamada de adimensionalização. O intuito da adimensionalização está em encontrar um sistema diferencialmente equivalente ao estudado (SOTOMAYOR, 1979), mas no qual os parâmetros e as variáveis são adimensionais, ou seja, sem unidades de medida. Para exemplificar, será feita a seguir a adimensionalização do modelo de crescimento logístico (6):

$$\frac{dX}{dt} = \alpha X \left( 1 - \frac{X}{\kappa} \right).$$

Inicialmente deve-se considerar a dimensão das variáveis e dos parâmetros envolvidos no modelo, como segue:

$$[X] = [\kappa] = \mathbb{P}, [\alpha] = \mathbb{T}^{-1} \text{ e } [t] = \mathbb{T},$$

onde  $\mathbb{P}$  é alguma unidade para a densidade populacional e  $\mathbb{T}$  é alguma unidade de tempo. Denota-se por  $\mathbb{I}$  a ausência de dimensão, ou seja, quando tem-se a adimensionalidade do parâmetro.

Escolhe-se uma mudança para as variáveis, por exemplo:

$$x = \frac{X}{\kappa} \text{ e } \tau = \alpha t.$$

Dessa forma, pela Regra da Cadeia:

$$\frac{dX}{dt} = \frac{dX}{dx} \frac{dx}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = \kappa \alpha \frac{dx}{d\tau}.$$

Substituí-se o resultado obtido para  $\frac{dX}{dt}$  na equação (6), donde obtém-se:

$$\frac{dx}{d\tau} = x(1 - x). \quad (8)$$

Ambos os parâmetros da equação (6),  $\alpha$  e  $\kappa$  desaparecem na equação (8). A partir da transformação usada, pode-se retornar para a função original:

$$X(t) = \kappa x(\alpha t).$$

Assim, para entender o comportamento de  $X(t)$  é suficiente o estudo da equação (8).

#### 2.1.5 Sistemas Lineares

Como muitos dos problemas físicos, químicos e biológicos envolvem mais de uma variável o estudo de sistemas de equações diferenciais será necessário.

Considere um sistema autônomo em  $\mathbb{R}^2$ , dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x,y), \\ \frac{dy}{dt} &= g(x,y),\end{aligned}\tag{9}$$

onde  $f, g : \Omega \subset \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  são continuamente diferenciáveis e  $(x_0, y_0) \in \Omega$ .

Quando  $f$  e  $g$  em (9) são funções lineares, ou seja,  $f(x,y) = ax + by$  e  $g(x,y) = cx + dy$ , com  $a, b, c$  e  $d$  constantes; de tal forma que o sistema pode ser escrito como segue:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},\tag{10}$$

ou, resumidamente em notação vetorial,  $\frac{d\mathbf{x}}{dt} = A\mathbf{x}$ . O sistema (10) é nomeado *sistema autônomo linear*. Caso contrário, é chamado de um *sistema autônomo não-linear*.

O conteúdo matemático e exemplos sobre os sistemas de equações diferenciais lineares podem ser encontrados em Boyce (2006), Doering e Lopes (2005), Hirsch, Smale e Devaney (2004) e Sotomayor (1979) .

Do ponto de vista da álgebra linear, pode-se compreender geometricamente o comportamento das soluções, a partir do estudo dos autovalores da matriz  $A$ , como é descrito na tabela 1.

TABELA 1: Propriedades de estabilidade de sistemas lineares  $x' = Ax$  com  $\det(A - \lambda I) = 0$  e  $\det(A) \neq 0$ .

Autovalores	Tipo de Ponto Crítico	Estabilidade
$\lambda_1 > \lambda_2 > 0$	Nó	Instável
$\lambda_1 < \lambda_2 < 0$	Nó	Assintoticamente estável
$\lambda_2 < 0 < \lambda_1$	Ponto de sela	Instável
$\lambda_1 = \lambda_2 > 0$	Nó próprio ou impróprio	Instável
$\lambda_1 = \lambda_2 < 0$	Nó próprio ou impróprio	Assintoticamente estável
$\lambda_1, \lambda_2 = \lambda \pm i\mu$ com $\lambda > 0$	Ponto espiral	Instável
$\lambda_1, \lambda_2 = \lambda \pm i\mu$ com $\lambda < 0$	Ponto espiral	Assintoticamente estável
$\lambda_1 = i\mu, \lambda_2 = -i\mu$	Centro	Estável



Alguns exemplos da classificação da estabilidade a partir dos sinais dos autovalores como ilustrado na tabela 1 podem ser encontrados em Ribeiro (2010) e Pinotti (2013).

### 2.1.6 Sistemas Não-Lineares

Considere um sistema não-linear em  $\mathbb{R}^3$ , dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f_1(x, y, z), \\ \frac{dy}{dt} &= f_2(x, y, z), \\ \frac{dz}{dt} &= f_3(x, y, z),\end{aligned}\tag{11}$$

onde  $f_1, f_2, f_3 : \Omega \subset \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}$  são continuamente diferenciáveis e  $(x_0, y_0, z_0) \in \Omega$ .

Cada ponto  $(x^*, y^*, z^*)$  que satisfaça  $f(x^*, y^*, z^*) = 0$ ,  $g(x^*, y^*, z^*) = 0$  e  $h(x^*, y^*, z^*) = 0$  é chamado de ponto de equilíbrio ou estado estacionário do sistema (11).

**Definição 2.1.3** 1. Um ponto de equilíbrio é chamado de estável se uma solução que começa próxima permanece próxima. Ou seja,  $(x^*, y^*, z^*)$  é estável se para todo  $\varepsilon > 0$  existe um  $\delta > 0$  tal que a solução no ponto inicial  $(x^0, y^0, z^0)$  com  $\|(x^0, y^0, z^0) - (x^*, y^*, z^*)\| < \delta$  satisfaz  $\|(x(t), y(t), z(t)) - (x^*, y^*, z^*)\| < \varepsilon$  para todo  $t > 0$ . Onde  $\|\cdot\|$  denota alguma norma para vetores em  $\mathbb{R}^3$ .

2. Um ponto de equilíbrio que não é estável é chamado de instável. Ou seja, existe pelo menos uma solução que começa próxima, mas não permanece próxima de  $(x^*, y^*, z^*)$ .

3. Um ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*, z^*)$  é chamado de assintoticamente estável se  $(x^*, y^*, z^*)$  é estável e toda solução próxima de  $(x^*, y^*, z^*)$  converge para  $(x^*, y^*, z^*)$ . Ou seja,  $(x^*, y^*, z^*)$  é assintoticamente estável se é estável e existe um  $\delta > 0$  tal que a solução no ponto inicial  $(x^0, y^0, z^0)$  com  $\|(x^0, y^0, z^0) - (x^*, y^*, z^*)\| < \delta$  satisfaz  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|(x(t), y(t), z(t)) - (x^*, y^*, z^*)\| = 0$ .

4. Um ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*, z^*)$  é chamado de globalmente estável se ele é estável e para todo ponto  $(x^0, y^0, z^0) \in \mathbb{R}^3$  temos que  $(x(t), y(t), z(t)) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} (x^*, y^*, z^*)$ . Ou seja, além da estabilidade, toda solução tende para o ponto de equilíbrio.
5. Um ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*, z^*)$  é chamado de isolado, se ele é o único ponto de equilíbrio contido em um disco centrado em  $(x^*, y^*, z^*)$ .

A estabilidade do ponto de equilíbrio pode ser determinada pela linearização do sistema (11) para algumas condições.

Sejam

$$x(t) = x^* + r_1(t),$$

$$y(t) = y^* + r_2(t),$$

$$z(t) = z^* + r_3(t),$$

onde  $r_1(t)$ ,  $r_2(t)$  e  $r_3(t)$  assumem valores muito pequenos, de maneira que são consideradas como perturbações do estado estacionário. Ao denotar  $\bar{x} = (x^*, y^*, z^*)$ ,  $r = (r_1, r_2, r_3)$  e  $f = (f_1, f_2, f_3)$ , a expansão de Taylor de  $f$  em torno de  $\bar{x}$  é escrita como:

$$f(\bar{x} + r) = f(\bar{x}) + Jf(\bar{x}) \cdot r + \text{termos de ordem mais alta},$$

onde

$$Jf(\bar{x}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} & \frac{\partial f_1}{\partial z} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} & \frac{\partial f_2}{\partial z} \\ \frac{\partial f_3}{\partial x} & \frac{\partial f_3}{\partial y} & \frac{\partial f_3}{\partial z} \end{pmatrix} \bigg|_{(x,y,z)=(x^*,y^*,z^*)} \quad (12)$$

contém as derivadas parciais de  $f$  calculadas em  $(x, y, z)$ . A matriz (12) é chamada de matriz Jacobiana de  $f$  em  $(x, y, z)$ .

Substitui-se a expansão de Taylor no sistema (11) e ignora-se os termos de ordem mais alta. Então, obtém-se o sistema linear controlado pela dinâmica da perturbação  $r$ , como segue:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \\ r_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} & \frac{\partial f_1}{\partial z} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} & \frac{\partial f_2}{\partial z} \\ \frac{\partial f_3}{\partial x} & \frac{\partial f_3}{\partial y} & \frac{\partial f_3}{\partial z} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \\ r_3 \end{pmatrix}. \quad (13)$$

Assim, é possível o estudo de um sistema não-linear através do sistema linearizado. As conclusões sobre os estados de equilíbrio do sistema linear podem ser transferidas para o sistema não-linear original, mas não todas.

**Definição 2.1.4**  $\bar{x} = (x^*, y^*, z^*)$  é chamado de ponto hiperbólico se todos os autovalores da matriz Jacobiana  $Jf(\bar{x})$  têm parte real não nula.

**Teorema 2.1.3 (Hartman-Grobman)** *Seja  $\bar{x}$  um ponto de equilíbrio hiperbólico. Então, em uma vizinhança de  $\bar{x}$ , o plano de fase do sistema não-linear (11) é topologicamente equivalente (SOTOMAYOR, 1979) ao plano de fase do sistema linear (13).*

#### 2.1.7 Critério de Routh-Hurwitz

Para um sistema de equações diferenciais ordinárias autônomas, o critério de Routh-Hurwitz (MURRAY, 2002; ANAGNOST; DESOER, 1991) mostra condições necessárias e suficientes para que todos os autovalores de uma tenham parte real negativa.

**Teorema 2.1.4 (Routh-Hurwitz)** *Considere a matriz  $A \in M_3(\mathbb{R})$  e o polinômio característico de  $A$ ,  $p(\lambda) = \lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$ . Se forem satisfeitas as condições:*

- i.  $c_1 > 0$ ,
- ii.  $c_3 > 0$ ,
- iii.  $c_1c_2 - c_3 > 0$

*e  $p(\lambda) = 0$ , então  $Re(\lambda) < 0$ .*

A demonstração do teorema 2.1.4 pode ser encontrada em Anagnost e Desoer (1991).

Se aplicado ao caso de uma matriz jacobiana calculada em um ponto de equilíbrio, o teorema 2.1.4 implica a existência de estabilidade assintótica localmente nesse ponto. Ou seja, se verificadas as condições, o ponto será chamado de atrator local assintótico.

A matriz jacobiana das funções  $F(u, v, w)$ ,  $G(u, v, w)$  e  $H(u, v, w)$ :

$$J(u, v, w) = \begin{pmatrix} F_u & F_v & F_w \\ G_u & G_v & G_w \\ H_u & H_v & H_w \end{pmatrix}, \quad (14)$$

tem como polinômio característico:

$$p(\lambda) = \lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3, \quad (15)$$

onde:

$$c_1 = -(F_u + G_v + H_w),$$

$$c_2 = F_u H_w - F_w H_u + F_u G_v - F_v G_u + G_v H_w - G_w H_v \text{ e}$$

$$c_3 = -(F_u G_v H_w + F_v G_w H_u + F_w G_u H_v - F_w G_v H_u - F_v G_u H_w - F_u G_w H_v).$$

Logo, ocorrerá a estabilidade assintótica local de um ponto de equilíbrio quando satisfeitas as seguintes condições:

- i.  $c_1 = -(F_u + G_v + H_w) > 0$ ,
- ii.  $c_3 = -(F_u G_v H_w + F_v G_w H_u + F_w G_u H_v - F_w G_v H_u - F_v G_u H_w - F_u G_w H_v) > 0$ ,
- iii.  $c_1 c_2 - c_3 = [-(F_u + G_v + H_w)][F_u H_w - F_w H_u + F_u G_v - F_v G_u + G_v H_w - G_w H_v] + [F_u G_v H_w + F_v G_w H_u + F_w G_u H_v - F_w G_v H_u - F_v G_u H_w - F_u G_w H_v] > 0$ .

O teorema 2.1.4 pode ser estendido para qualquer matriz  $A \in M_n(\mathbb{R})$ ,  $n \in \mathbb{N}$  e para o caso de sistemas de equações discretas, as *condições de Jury* funcionam de maneira

análoga (MURRAY, 2002).

### 2.1.8 Método Direto de Lyapunov

As funções de Lyapunov são uma ferramenta para determinar a estabilidade local e às vezes permitem provar também a estabilidade global para um ponto de equilíbrio. A estabilidade local é usualmente determinada usando o primeiro método de Lyapunov, ou seja, pela linearização. Quando não é possível utilizar a linearização para determinar a estabilidade, pois o ponto de equilíbrio não é hiperbólico, então segue-se para o segundo método de Lyapunov, o método direto. O principal valor do segundo método de Lyapunov está na possibilidade de se estabelecer a estabilidade global.

A seguir está enunciado o teorema da estabilidade de funções de Lyapunov para um sistema de duas equações, mas todos os resultados se mantêm para sistemas maiores de maneira análoga.

**Teorema 2.1.5 (Estabilidade de funções de Lyapunov)** *Para um sistema autônomo da forma:*

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y),\end{aligned}\tag{16}$$

onde  $f$  e  $g$  são de classe  $\mathcal{C}^1$ , supondo que  $(x^*, y^*) \in D$  é um ponto de equilíbrio isolado. Supondo que existe uma função  $L : D \subset \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ , com as seguintes propriedades:

- i.  $L(x^*, y^*) = 0$ ;
- ii. existe um disco aberto  $D$  centrado em  $(x^*, y^*)$  tal que  $L(x, y) > 0$  para todo  $(x, y) \in D \setminus (x^*, y^*)$ ;
- iii. se  $(x(t), y(t)) \neq (x^*, y^*)$  denota uma solução do sistema (16) e temos:

$$\frac{d}{dt}L(x(t), y(t)) = L_x \frac{dx}{dt} + L_y \frac{dy}{dt} \leq 0 \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

*Então  $(x^*, y^*)$  é um ponto de equilíbrio estável.*

*iv. e se ocorre:*

$$\frac{d}{dt}L(x(t), y(t)) < 0 \quad \forall t \in \mathbb{R}, \quad (17)$$

*então  $(x^*, y^*)$  é um ponto de equilíbrio assintoticamente estável. Além disso, se  $D = \mathbb{R}^2$  e  $L(x, y) \rightarrow \infty$  enquanto  $x^2 + y^2 \rightarrow \infty$ , então  $(x^*, y^*)$  é um ponto atrator global.*

**Definição 2.1.5** *Uma função  $L$  que satisfaz os itens i, ii e iii do teorema 2.1.5 é chamada de função de Lyapunov. Se o item iv também é satisfeito, chama-se  $L$  de função de Lyapunov estrita.*

Existe uma versão mais fraca do resultado local, a qual unicamente requer que  $L(x, y) \geq 0$  para  $(x, y) \in D \setminus (x^*, y^*)$  para verificar que  $(x^*, y^*)$  é um ponto fixo estável. Um ponto fixo estável, o qual poderia ser um centro, tem a propriedade de que para todo  $\varepsilon > 0$  existe  $\delta > 0$  tal que qualquer condição inicial dentro do disco centrado em  $(x^*, y^*)$  com raio  $\delta$  permanece dentro do disco centrado em  $(x^*, y^*)$  com raio  $\varepsilon$  para todo  $t > 0$ .

Em dinâmica de populações, a versão global do teorema é aplicada para um ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*)$  com  $x^*, y^* > 0$ , onde  $D = \mathbb{R}^2$  é substituído pela região de frente invariante  $x, y > 0$ , ou seja, para  $Q = \{(x, y); x, y > 0\}$ .

Existe uma pequena coleção de funções para testar se são funções de Lyapunov. O trabalho de Pinotti (2013) tem alguns exemplos dessas famílias de funções de Lyapunov e também explica como encontrar funções de Lyapunov a partir dessas coleções de funções.

É verdade que todo ponto de equilíbrio localmente atrator tem uma função de Lyapunov (MASSERA, 1949), mas usualmente a função de Lyapunov pode não ser expressa de forma fechada.

### 2.1.9 Teorema de Poincaré-Bendixson

O teorema de Poincaré-Bendixson limita a complexidade dos conjuntos limite de órbitas limitadas de um sistema de duas equações diferenciais ordinárias autônomas. Ele estabelece que as órbitas limitadas podem somente acumular no ponto de equilíbrio, órbitas fechadas ou conexões heteroclínicas (SOTOMAYOR, 1979). O resultado análogo é geralmente falso em dimensões maiores, onde cada trajetória pode aproximar atratores estranhos com dinâmica caótica. Assim, uma importante consequência é que para sistemas de duas equações autônomas, não ocorrem atratores estranhos (KESHET, 2005; WEISS, 2009).

Considere um sistema autônomo em  $\mathbb{R}^2$ , dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y), \\ (x(0), y(0)) &= (x_0, y_0),\end{aligned}\tag{18}$$

onde  $f, g : \Omega \subset \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  são continuamente diferenciáveis e  $(x_0, y_0) \in \Omega$ . Seja  $\phi_t(p)$  uma solução para o sistema de equações (18) com  $t \geq 0$  e a condição inicial  $p = (x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2$ . Neste texto, chama-se de órbita o conjunto  $\gamma = \{\phi_t(p) | t \geq 0\}$ . Um ponto  $p^*$  é chamado de  $\theta$ -periódico se  $\phi_{t_0}(p) = \phi_{t_0+k\theta}(p) = p^*$ , onde  $p$  é a condição inicial,  $k$  é um número inteiro positivo e  $t_0$  é o primeiro instante em que a solução passa por  $p^*$ . Com isso, chama-se uma órbita de  $\theta$ -periódica se  $\forall p \in \gamma$ ,  $\phi_t(p) = p$  para  $t = \theta$  e  $\phi_t(p) \neq p$  para  $t \in (0, \theta)$ . Dessa forma,  $\phi_t(p) = \phi(t, p)$  é uma curva fechada simples, separando o plano em duas regiões, denominadas interior e exterior.

**Definição 2.1.6** *O conjunto de todos os pontos  $q$  de uma órbita  $\gamma$  tais que existe pelo menos uma sequência  $t_n \rightarrow \infty$  e  $\phi_{t_n}(p) \rightarrow q$  é chamado de conjunto  $\omega$ -limite e denotado por  $\omega(p)$ .*

Quando uma órbita periódica for isolada no conjunto de todas as órbitas periódicas

do sistema, será chamada de ciclo limite.

**Teorema 2.1.6** *Considere  $\gamma \subset \mathbb{R}^2$  como uma órbita periódica para o fluxo bidimensional e  $z_0 \in \mathbb{R}^2$  um ponto não periódico no exterior. Então,*

- i.  $\gamma$  é estável pelo exterior se, e somente se,  $\gamma = \omega(z_0)$  ou, para todo  $\varepsilon > 0$ , existe uma órbita periódica  $\gamma_\varepsilon$  no exterior tal que  $d(\gamma, \gamma_\varepsilon) < \varepsilon$ ;*
- ii.  $\gamma$  é assintoticamente estável pelo exterior se, e somente se,  $\gamma = \omega(z_0)$ .*

*De forma análoga para um ponto não periódico no interior, trocando exterior por interior.*

**Teorema 2.1.7 (Poincaré-Bendixson)** *Considere  $\phi_t(p)$  uma solução do sistema (18). Se para  $t \geq t_0$  a trajetória é limitada e não se aproxima de nenhum ponto singular, então esta trajetória é uma órbita periódica, ou se aproxima de uma órbita periódica para  $t \rightarrow \infty$ .*

A relação entre funções de Lyapunov e ciclos limite, decorrente do teorema 2.1.7, é estabelecida pelo seguinte corolário:

**Corolário 2.1.1** *Se  $L$  é uma função de Lyapunov estrita para um sistema planar, então não existem ciclos limite.*

A demonstração do teorema de Poincaré-Bendixson 2.1.7 e do corolário 2.1.1 podem ser encontradas em Hirsch, Smale e Devaney (2004), assim como outros teoremas e corolários relacionados.

## 2.2 MODELOS MATEMÁTICOS EM ECOLOGIA

No estudo dos sistemas naturais são aplicadas diversas técnicas pelos ecólogos. A observação, o desenvolvimento de hipóteses e o teste das hipóteses são as mais



importantes das técnicas. A realização de experimentos no sistema natural é uma ferramenta importante no teste das hipóteses, mas podem ocorrer dificuldades para isso. Quando o ambiente não se presta à experimentação, a forma de contornar o problema é utilizar modelos matemáticos.

Tendo ciência da complexidade de um sistema natural e das limitações das ferramentas matemáticas, é necessária a simplificação do problema, para que se possa entender, por vários conjuntos de interações, uma parte de sua realidade. Das interações entre populações, a distinção feita pelos ecólogos é entre as categorias: competição, predação, simbiose ou mutualismo, parasitismo e detritivorismo. A competição é a interação onde ocorre o uso de algum recurso em comum por mais de um organismo e por consequência isso influencia no crescimento, fecundidade e mortalidade deles. Essa dinâmica pode ser *intra-específica* ou *interespecífica*. Quando ocorre consumo de um organismo por outro organismo, entende-se essa interação por predação. O mutualismo é a situação de benefício entre ambos os organismos quando interagem. Um organismo que obtém nutrientes de outro organismo, é chamado de parasito e a interação entre o parasito e seu hospedeiro é o parasitismo. Por sua vez, o detritivorismo é o consumo de organismos mortos, mas onde não ocorre influência sobre taxas vitais (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007).

### 2.2.1 Predação

Os efeitos da predação na dinâmica das populações de presas e predadores têm variados padrões. Existem casos em que a predação é nociva apenas às presas, como também outros em que é benéfica. Alguns exemplos evidenciam flutuações conjuntas das espécies em sua abundância, mas em muitos outros casos as flutuações são de forma aparentemente independentes. É uma das principais tarefas dos ecólogos compreender os padrões e explicar diferenças entre sistemas predador-presa. Sabe-se que esses sistemas não existem isolados, mas sim como parte de um maior, sob a influência de outras espécies e condições ambientais. Como a complexidade integral não é compreendida sem antes compreendermos seus componentes isolados,

busca-se por modelos simples deduzir os efeitos produzidos e examiná-los, para compreender os efeitos combinados. Assim que são confirmadas as previsões do modelo, temos sua consolidação; no caso de refutação, se acompanhada de explicação, pode ocorrer um progresso.

Para descrever a situação de predação a partir de uma população de presas e uma população de predadores, descritas por  $x$  e  $y$  respectivamente, considera-se o modelo matemático como segue:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x,y), \\ \frac{dy}{dt} &= g(x,y),\end{aligned}\tag{19}$$

onde  $f$  e  $g$  descrevem variação da densidade populacional de cada uma das espécies. Com a condição de que  $\frac{\partial f}{\partial y} < 0$  e  $\frac{\partial g}{\partial x} > 0$ .

### 2.2.2 Modelo de Lotka-Volterra

O modelo Predador-Presa de Lotka e de Volterra estuda a interação entre duas espécies. A espécie chamada de predador tem como base alimentar a outra, chamada de presa. O modelo não descreve as complexas relações existentes na situação de predação, mas o seu estudo é um ponto de partida para a compreensão de situações mais complicadas.

Consideram-se as densidades populacionais, para o instante de tempo  $t$ , como sendo  $x(t)$  e  $y(t)$ , para presas e predadores respectivamente. Por se tratarem de quantidades populacionais, então  $x(t), y(t) \geq 0$ .

Para formular o modelo são tomadas como hipóteses:

- i. não ocorre emigração e nem migração;
- ii. as presas são a única fonte alimentar dos predadores;
- iii. na ausência de predadores a variação da população de presas é crescente e proporcional à taxa de crescimento instantânea. Então  $\frac{dx}{dt} = ax$ , onde  $a > 0$ ;

- iv. na ausência de presas, a variação da população de predadores é decrescente e proporcional à taxa de decrescimento instantânea. Então  $\frac{dy}{dt} = -cy$ , onde  $c > 0$ ;
- v. o número de encontro entre as populações é diretamente proporcional às duas populações. Então a variação da população de presas diminui por  $bxy$  e a variação da população de predadores aumenta por  $exy$ . Onde  $b$  é a taxa de eficiência de predação e  $e$  é o produto da taxa de eficiência de predação e da taxa de conversão de biomassa.

Com base no que foi assumido, pode-se escrever o modelo:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - bxy, \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + exy,\end{aligned}\tag{20}$$

onde  $a, b, c, e > 0$ .

Para obter informações sobre o comportamento das soluções próximas desses pontos, considera-se o estudo da estabilidade local dos pontos de equilíbrio. Inicialmente, deve ser verificado se as condições para o primeiro método de Lyapunov são satisfeitas.

O sistema (20) tem dois pontos de equilíbrio,  $P_0 = (0, 0)$  e  $P_1 = \left(\frac{c}{e}, \frac{a}{b}\right)$ . E a matriz Jacobiana do sistema é:

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} a - by & -bx \\ dy & -c + ex \end{pmatrix}.$$

A matriz Jacobiana do ponto  $P_0$  é:

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}.$$

Pelo sinal dos autovalores verifica-se que  $P_0$  um ponto hiperbólico e consequentemente, a partir do primeiro método de Lyapunov e do teorema 2.1.3 é um ponto de sela localmente.

Já a matriz Jacobiana do ponto  $P_1$  é:

$$J\left(\frac{c}{e}, \frac{a}{b}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bc}{e} \\ \frac{ea}{b} & 0 \end{pmatrix},$$

cujo traço é zero e o determinante é positivo, então os autovalores são imaginários puros. Assim,  $P_1$  é um ponto de centro. Como  $P_1$  não é um ponto hiperbólico, então o método de estabilidade linear e o teorema 2.1.3 não podem ser aplicados. Por esse motivo recorre-se ao segundo método de Lyapunov.

Para procurar uma função de Lyapunov adequada ao ponto  $P_1$ , será considerado o modelo de Lotka-Volterra para  $x > 0$  e  $y > 0$ . Pela regra da cadeia e a derivada da função inversa, após dividir as equações de (20):

$$\frac{dx}{dy} = \frac{\frac{dx}{dt}}{\frac{dy}{dt}} = \frac{x(a - by)}{y(-c + ex)},$$

onde  $x \neq \frac{c}{e}$ , obtém-se a equação diferencial de variáveis separáveis:

$$\frac{-c + ex}{x} dx = \frac{a - by}{y} dy.$$

Como solução da equação diferencial, tem-se a função:

$$V(x, y) = ex - c \ln(x) + by - a \ln(y), \quad (21)$$

que em suas curvas de nível contém cada trajetória do sistema.

Dessa forma, uma candidata a função de Lyapunov é:

$$\begin{aligned} L(x, y) &= V(x, y) - V\left(\frac{c}{e}, \frac{a}{b}\right) \\ &= ex - c \ln(x) + by - a \ln(y) - c + c \ln \frac{c}{e} - a + a \ln \frac{a}{b}, \end{aligned} \quad (22)$$

A demonstração de que a função (22) é uma função de Lyapunov para o ponto crítico  $P_1$  do sistema (20) pode ser encontrada no trabalho de Kleina (2009). Assim, pelo teorema de Lyapunov 2.1.5, o ponto  $P_1$  é um ponto de equilíbrio estável.

Uma vez verificado que a função  $L(x, y)$  é uma função de Lyapunov e mais do que isso, uma função de Lyapunov estrita, é uma consequência do corolário 2.1.1 que não existem ciclos limite, como segue enunciado no teorema:

**Teorema 2.2.1** *Toda solução do sistema (20) é uma órbita fechada em  $D = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 | x > 0, y > 0 \text{ e } (x, y) \neq P_1\}$ .*

A demonstração do teorema pode ser encontrada em Hirsch, Smale e Devaney (2004).

Também é possível verificar que o sistema (20) é hamiltoniano, ou seja, deve satisfazer (25), como veremos a seguir. A partir da mudança de coordenadas,  $x = \ln(r)$  e  $y = \ln(s)$ , aplicadas no sistema (20) e na função (22), obtém-se:

$$\begin{aligned}\frac{dr}{dt} &= a - b \exp(s), \\ \frac{ds}{dt} &= -c + e \exp(r),\end{aligned}\tag{23}$$

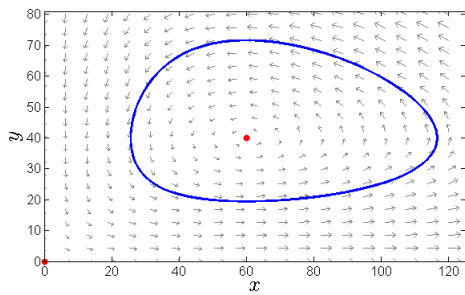
e

$$H(r, s) = e \exp(r) - cr + b \exp(s) - as.\tag{24}$$

Com isso, verifica-se que a função (24) é hamiltoniana para o sistema (20), pois satisfaz:

$$\begin{aligned}\frac{\partial H}{\partial r} &= \frac{ds}{dt}, \\ \frac{\partial H}{\partial s} &= -\frac{dr}{dt}.\end{aligned}\tag{25}$$

O plano de fases para o sistema Predador-Presa está ilustrado na figura 3.



(a) Plano de fases do sistema (20).

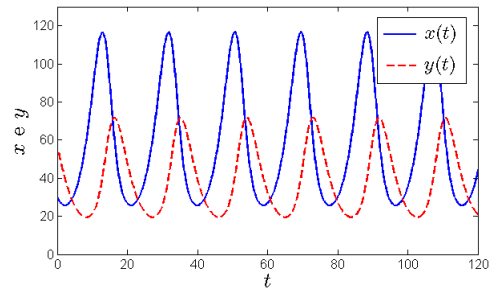
(b) Comportamento oscilatório das funções  $x(t)$  e  $y(t)$ .

FIGURA 3: Comportamento das soluções para o sistema de Lotka-Volterra

Com isso, é possível concluir que para populações iniciais não nulas e diferentes de  $P_1$ , as populações de presas e predadores oscilam ciclicamente. Ou seja, nenhuma das populações desaparece ou cresce indefinidamente para essas condições.

### 2.2.3 Modelos Predador-Presa com Respostas de Holling

Sabe-se que o modelo predador-presa de Lotka-Volterra apresenta imperfeições para com a descrição de problemas reais. Por esse motivo estudam-se outras formas de descrever a relação entre predador e presa, buscando-se representar essa relação de maneira mais real. Enquanto os modelos perdem a simplicidade de resolução, por outro lado isso melhora a previsão de realidade.

Sejam as populações de presas  $X$  e predadores  $Y$  descritas em suas variações temporais pelo sistema:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= F(X, Y), \\ \frac{dY}{dt} &= G(X, Y),\end{aligned}\tag{26}$$

onde  $F$  e  $G$  são funções que descrevem a interação entre as espécies  $X$  e  $Y$ ,  $\frac{\partial F}{\partial X} < 0$  e  $\frac{\partial G}{\partial X} > 0$ . Para descrever com um pouco mais de realismo a equação da população de presas, pode-se considerar o crescimento logístico da população de presas como

visto na subseção 2.1.3 e a relação de predação, da seguinte forma:

$$F(X, Y) = \alpha X \left( 1 - \frac{X}{\kappa} \right) - Y p(X), \quad (27)$$

com  $\alpha, \kappa > 0$ , onde  $\alpha$  é a taxa de crescimento intrínseco da população,  $\kappa$  é a taxa de capacidade de suporte do ambiente e  $p(X)$  descreve a relação de predação.

O termo  $p(X)$  é chamado de resposta funcional da predação sobre a densidade populacional de presas, onde geralmente leva-se em consideração o efeito da saturação na alimentação, como proposto por Holling (1959).

No modelo de Lotka-Volterra, a resposta funcional é a mais básica, do tipo *I*, onde a taxa de consumo cresce linearmente com a densidade de presas, ou seja:

$$p_1(X) = \omega X, \quad (28)$$

onde  $\omega > 0$ .

A resposta funcional do tipo *II* é observada com maior frequência dentre as interações de predação e é descrita por:

$$p_2(X) = \frac{\omega X}{1 + \mu X}, \quad (29)$$

onde  $\omega, \mu > 0$ . A taxa de consumo tende a aumentar com a densidade, mas acaba desacelerando, o que está relacionado à forma e capacidade de forrageamento.

E a resposta funcional do tipo *III*, típica de predação com permutação, é:

$$p_3(X) = \frac{\omega X^2}{1 + \mu^2 X^2},$$

onde  $\omega, \mu > 0$ . Essa resposta forma uma curva sigmoidal, como ilustrado na figura 4.

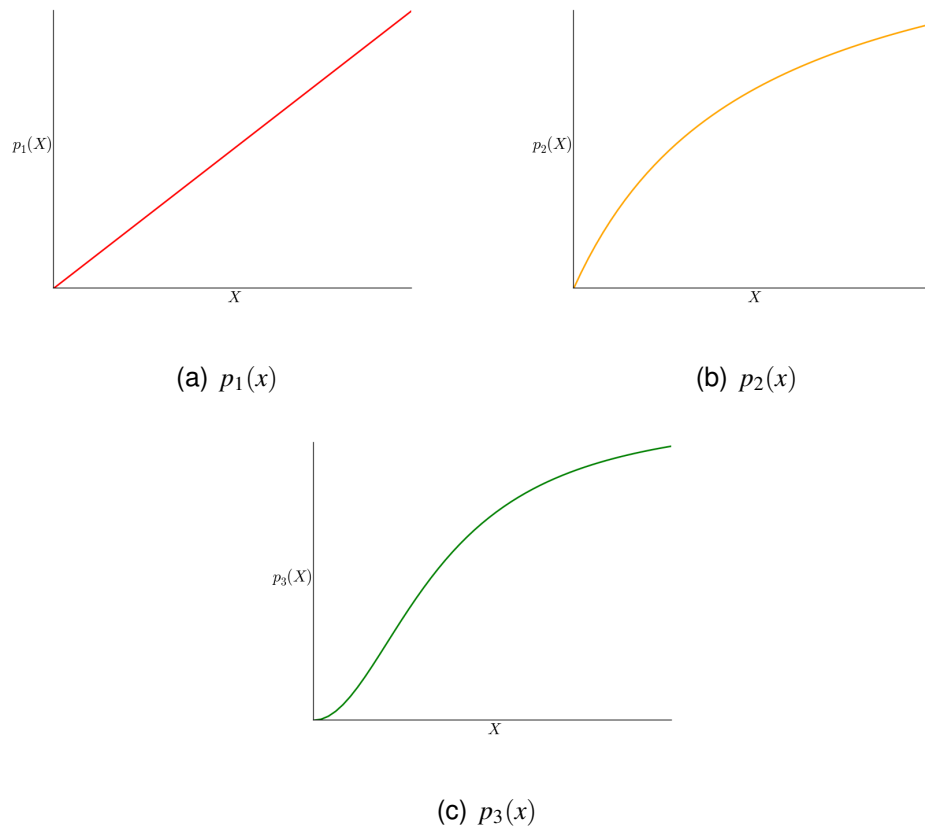


FIGURA 4: Comportamento das respostas funcionais.

Mais detalhes sobre as respostas funcionais e como elas descrevem a iteração de predação, encontram-se em Begon, Townsend e Harper (2007).

Para a equação da população de predadores, duas possibilidades são:

$$G(X, Y) = \theta Y \left( 1 - \frac{\eta Y}{X} \right) \quad (30)$$

e

$$G(X, Y) = -\gamma Y + \varepsilon p(X)Y, \quad (31)$$

com  $\theta, \eta, \gamma, \varepsilon > 0$ , onde  $\theta$  é a taxa de crescimento intrínseco da população de predadores,  $\eta$  é constante de ajuste da limitação da população de predadores inversamente à de presas,  $\gamma$  é a taxa de mortalidade da população de predadores,  $\varepsilon$  é a taxa de eficiência da conversão de biomassa pelos predadores e  $p(X)$  é a resposta funcional



utilizada na equação da população de presas. Em (30) ocorre crescimento logístico da população de predadores, onde a capacidade de suporte do ambiente é diretamente proporcional à densidade de presas, mas com essa escolha, não há possibilidade de ausência de presas. Uma outra possibilidade seria estipular uma capacidade de suporte para a população de predadores constante, de modo que o modelo descreva a situação de sobrevivência da população de predadores mesmo na ausência das suas presas naturais.

#### 2.2.4 Modelo de Rosenzweig-MacArthur

Rosenzweig e MacArthur (1963) estudaram a modificação do sistema predador-presa onde se incluiu a resposta funcional de Holling do tipo *II*, como em (29), para descrever a variação da densidade de presas e também, como descrito em (31), a variação da densidade de predadores. O sistema correspondente é:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= \alpha X \left(1 - \frac{X}{\kappa}\right) - \frac{\omega XY}{1 + \mu X}, \\ \frac{dY}{dt} &= \frac{\varepsilon \omega XY}{1 + \mu X} - \gamma Y.\end{aligned}\tag{32}$$

Antes de iniciar a análise do sistema é interessante realizar a sua adimensiona-lização, assim como visto na subseção 2.1.4. Entretanto, para os resultados serem utilizados posteriormente, será acrescentado um parâmetro  $\beta$  tal que  $[\beta] = \mathbb{T}^{-1}\mathbb{P}^{-1}$ . Assim, a partir da seguinte mudança das variáveis:

$$x = \frac{X}{\kappa}, y = \frac{Y}{\kappa} \text{ e } \tau = \beta \kappa t,$$

e da mudança de parâmetros:

$$a = \frac{\alpha}{\beta \kappa}, b = \frac{\omega}{\beta}, m = \mu \kappa \text{ e } g = \frac{\gamma}{\beta \kappa},$$

substituídas no sistema (32), obtém-se o seu equivalente adimensional:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= ax(1-x) - \frac{bxy}{1+mx}, \\ \frac{dy}{d\tau} &= \frac{\varepsilon bxy}{1+mx} - gy.\end{aligned}\tag{33}$$

O interesse agora é descobrir quais são os pontos de equilíbrio e, via primeiro método de Lyapunov, como se comportam localmente as soluções do sistema de Rosenzweig-MacArthur próximo desses pontos. De maneira análoga ao que foi feito no sistema predador-presa de Lotka e Volterra na subseção 2.2.2.

O sistema (33) possui três pontos de equilíbrio,  $P_0 = (0,0)$ ,  $P_1 = (1,0)$  e  $P_2 = \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg}, \frac{\varepsilon a(\varepsilon b - mg - g)}{(\varepsilon b - mg)^2}\right)$ . E a matriz Jacobiana do sistema é:

$$J(x,y) = \begin{pmatrix} a(1-2x) - \frac{by}{(1+mx)^2} & \frac{-bx}{1+mx} \\ \frac{\varepsilon by}{(1+mx)^2} & \frac{\varepsilon bx}{1+mx} - g \end{pmatrix}.$$

A matriz Jacobiana do ponto  $P_0$  é:

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -g \end{pmatrix},$$

onde os autovalores já estão explícitos e como têm sinais contrários, isso implica que  $P_0$  é um ponto de sela.

Para o ponto  $P_1$  a matriz Jacobiana é:

$$J(1,0) = \begin{pmatrix} -a & \frac{-b}{1+m} \\ 0 & \frac{\varepsilon b}{1+m} - g \end{pmatrix}.\tag{34}$$

No caso da matriz (34), o autovalor  $\lambda_1 = -a < 0$ , enquanto para o autovalor  $\lambda_2 = \frac{\varepsilon b}{1+m} - g$  não sabe-se o sinal. Se o autovalor  $\lambda_2 > 0$ , então  $P_1$  é um ponto de sela. Se o autovalor  $\lambda_2 < 0$ , então  $P_1$  é um ponto atrator e, além disso, o ponto  $P_2$  não está no quadrante positivo. E caso o autovalor  $\lambda_2 = 0$ , os pontos  $P_1$  e  $P_2$  coincidem, porém o primeiro método de Lyapunov não pode ser utilizado.

O sistema (33) é um caso particular do sistema de Gause como descrito no apêndice A:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= ax(1-x) - p(x)y, \\ \frac{dy}{d\tau} &= \varepsilon p(x)y - gy, \\ x(0) &> 0 \text{ e } y(0) > 0,\end{aligned}\tag{35}$$

onde  $p(x)$  é uma função contínua, tal que  $p(0) = 0$  e  $p'(x) > 0$  para  $0 < x < 1$ . Todas as respostas funcionais de Holling satisfazem essas duas propriedades de  $p(x)$ .

Para verificar se o ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*)$  é globalmente estável no primeiro quadrante do plano  $xy$ , Hsu (1978) introduz a função de Lyapunov:

$$L(x, y) = \int_{x^*}^x \frac{\varepsilon p(\xi) - g}{p(\xi)} d\xi + \int_{y^*}^y \frac{\eta - y^*}{\eta} d\eta.\tag{36}$$

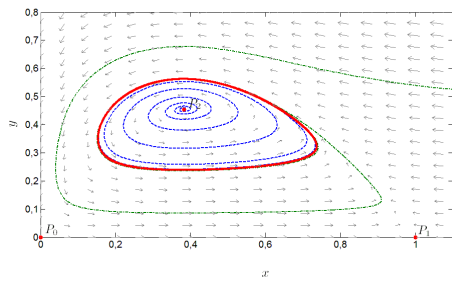
A demonstração de que a função (36) é de fato uma função de Lyapunov foi proposta por Cheng, Hsu e Lin (1981), junto com outros resultados sobre a estabilidade global do modelo predador-presa de Gause.

Com a função de Lyapunov (36), pode-se escrever para o ponto de equilíbrio  $P_2$  do sistema (33):

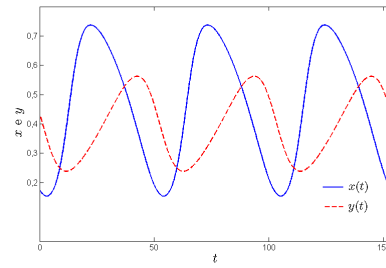
$$L(x, y) = (1 - mg)(x - x^*) - g \ln\left(\frac{x}{x^*}\right) + b(y - y^*) - b \ln\left(\frac{y}{y^*}\right),\tag{37}$$

onde  $(x^*, y^*) = \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg}, \frac{\varepsilon a(\varepsilon b - mg - g)}{(\varepsilon b - mg)^2}\right)$ .

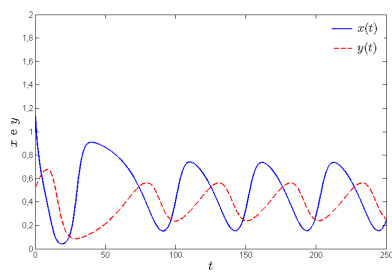
Dessa forma, sabe-se que o ponto de equilíbrio  $P_2$  é globalmente estável no primeiro quadrante do plano  $xy$ .



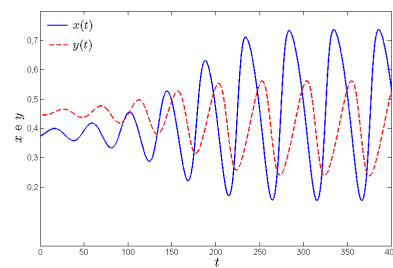
(a) Plano de fase com ciclo limite estável e trajetórias interna e externa ao ciclo limite.



(b) Comportamento de  $x(t)$  e  $y(t)$  no ciclo limite.



(c) Comportamento de  $x(t)$  e  $y(t)$  para a trajetória externa ao ciclo limite.



(d) Comportamento de  $x(t)$  e  $y(t)$  para a trajetória interna ao ciclo limite.

FIGURA 5: Comportamento das soluções para o sistema de Rosenzweig-MacArthur.

## 2.3 MÉTODOS NUMÉRICOS

As soluções analíticas de equações diferenciais e sistemas de equações diferenciais nem sempre são possíveis de serem encontradas para uma grande quantidade de problemas não-lineares (BOYCE, 2006). Uma forma de encontrar aproximações das soluções das equações diferenciais é através de métodos numéricos. A partir deles, também, é possível criar figuras que possibilitam a interpretação geométrica.

O método de Euler é um dos mais simples e antigos entre os métodos de aproximação numérica. Ele é também conhecido como método da reta tangente. Sua equação é:

$$x_{n+1} = x_n + f(t_n, x_n)(t_{n+1} - t_n), \quad n = 0, 1, 2, \dots,$$

ou seja, consiste em calcular um passo posterior utilizando o passo anterior a partir

de um ponto inicial, com o objetivo de resolver numericamente o problema de valor inicial:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(t, x), \\ x(t_0) &= x_0.\end{aligned}$$

Os métodos Runge-Kutta são uma classe de métodos iterativos que generalizam os métodos de Euler. Foram inicialmente desenvolvidos pelo matemático e físico alemão Carl David Runge (1856-1927), com o objetivo de explorar as soluções numéricas de equações diferenciais. O método foi aprimorado para resolver sistemas de equações diferenciais pelo matemático alemão Martin Wilhelm Kutta (1867-1944)(BOYCE, 2006).

### 2.3.1 Método Runge-Kutta de Quarta Ordem

A fórmula que descreve o método Runge-Kutta engloba uma média ponderada de valores da função  $f(t, x)$  em pontos diferentes no intervalo de tempo  $[t_n, t_{n+1}]$ . Segue uma das formas possíveis de escrever a equação:

$$x_{n+1} = x_n + h \left( \frac{k_{n1} + 2k_{n2} + 2k_{n3} + k_{n4}}{6} \right), \quad (38)$$

onde:

$$\begin{aligned}k_{n1} &= f(t_n, x_n), \\ k_{n2} &= f\left(t_n + \frac{1}{2}h, x_n + \frac{1}{2}hk_{n1}\right), \\ k_{n3} &= f\left(t_n + \frac{1}{2}h, x_n + \frac{1}{2}hk_{n2}\right), \\ k_{n4} &= f(t_n + h, x_n + hk_{n3}).\end{aligned} \quad (39)$$

Maiores detalhes sobre a obtenção do método e outras formas de escrevê-lo podem ser encontrados em Ascher e Petzold (1998).

### 2.3.2 Convergência, Erros e Estabilidade

Algumas questões precisam ser investigadas antes de se aplicar o método numérico e se obter a solução de um problema de valor inicial. Uma dessas questões é a convergência do método. Para ser convergente, muitas vezes, quando o tamanho do passo tende a zero, então os valores da solução numérica tendem para o valor correspondente da solução exata. Nesse contexto, é importante saber quão rápido a solução numérica tende para a solução exata, ou seja, qual é a ordem de convergência (ASCHER; PETZOLD, 1998; BOYCE, 2006).

Existem erros iniciais, decorrentes da modelagem matemática e os inerentes aos dados que estão sendo utilizados. E também, ocorrem erros no processo de cálculo, relacionados ao uso de métodos numéricos. Ao resolver um problema matemático utilizando um método numérico, se produz uma solução aproximada para o problema, que por sua vez está sujeita a erros de truncamento e de arredondamento.

Tratando-se de um problema onde se tenta aproximar uma solução  $\phi(t)$  conhecida. A partir da diferença:

$$E_n = \phi(t_n) - x_n, \quad (40)$$

onde  $x = \phi(t)$  representa a solução do problema de valor inicial e  $x_n$  é obtido a cada passo, a equação (40) determina o erro de truncamento global.

Ao se supor que  $\phi(t_n) = x_n$ , o único erro efetuado em cada passo é o erro de truncamento local e denotado por  $e_n$ .

O erro de arredondamento  $R_n$  é devido ao cálculo aritmético com número finito de dígitos. Ele é denotado por:

$$R_n = x_n - X_n, \quad (41)$$

onde  $X_n$  é o valor calculado pelo método numérico.

O erro total é a diferença entre a solução  $\phi(t_n)$  e o valor calculado pelo método sem arredondamento  $X_n$ .

O valor absoluto do erro total é limitado pela soma dos valores absolutos dos erros de arredondamento e de truncamento, ou seja:

$$|\phi(t_n) - X_n| \leq |E_n| + |R_n|. \quad (42)$$

Com a introdução de pequenos erros durante a resolução numérica, procura-se por reduzi-los durante o processo. Essa possibilidade é o que se pode chamar de estabilidade numérica. Logo, se os erros tendem a aumentar durante o procedimento, então ocorre a instabilidade do método. Dessa forma, é importante observar a possibilidade do método introduzir instabilidade em um problema estável. Os problemas onde é necessário um passo muito menor do que o passo necessário para a precisão do método são chamados de problemas rígidos.

O método Runge-Kutta de quarta ordem possui erro de truncamento local  $O(h^5)$  e erro de truncamento global  $O(h^4)$ . A tabela 2 mostra a relação do número de estágios do método Runge-Kutta pela melhor ordem atingível, com isso é possível entender em parte o por que o método Runge-Kutta de quarta ordem é tão conhecido.

TABELA 2: Relação entre o número de cálculos de função por passo, ou seja, o número de estágios do método com a ordem do erro de truncamento local.

Número de estágios	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Melhor ordem atingível	2	3	4	4	5	6	6	7	7

### 2.3.3 Sistemas de Equações de Primeira Ordem

As equações diferenciais de ordem mais alta podem ser reescritas como um sistema de equações diferenciais de primeira ordem (SOTOMAYOR, 1979). Por esse motivo, os métodos numéricos para a resolução desses sistemas são utilizados.

O método Runge-Kutta pode ser generalizado para a resolução de sistemas de

equações diferenciais de primeira ordem (ASCHER; PETZOLD, 1998). O passo de  $t_n$  para  $t_{n+1}$  é descrito por:

$$\mathbf{x}_{n+1} = \mathbf{x}_n + h \left( \frac{\mathbf{k}_{n1} + 2\mathbf{k}_{n2} + 2\mathbf{k}_{n3} + \mathbf{k}_{n4}}{6} \right), \quad (43)$$

onde:

$$\begin{aligned} \mathbf{k}_{n1} &= \mathbf{f}(t_n, \mathbf{x}_n), \\ \mathbf{k}_{n2} &= \mathbf{f}\left(t_n + \frac{1}{2}h, \mathbf{x}_n + \frac{1}{2}h\mathbf{k}_{n1}\right), \\ \mathbf{k}_{n3} &= \mathbf{f}\left(t_n + \frac{1}{2}h, \mathbf{x}_n + \frac{1}{2}h\mathbf{k}_{n2}\right), \\ \mathbf{k}_{n4} &= \mathbf{f}(t_n + h, \mathbf{x}_n + h\mathbf{k}_{n3}). \end{aligned} \quad (44)$$

No apêndice B o método Runge-Kutta de quarta ordem para sistemas está implementado na linguagem de programação Python 3.2.



### 3 SISTEMA DE PREDACÃO SELETIVA NA OCORRÊNCIA DE DOENÇA CONTAGIOSA

Recentemente, têm sido desenvolvidos modelos matemáticos para explorar interações predador-presa com a ocorrência de infecções em alguma das populações. Quando consideradas as presas infectadas, tem-se uma quantidade de dinâmicas interessantes de interações ecológicas, estudadas por muitos autores. Esses modelos têm explorado extensivamente a dinâmica da transmissão dessas infecções com a ocorrência de contato entre as espécies (DAS; ROY; CHATTOPADHYAY, 2009; HILKER; MALCHOW, 2006; SIEKMANN; MALCHOW; VENTURINO, 2010; RODRIGUES; OSSANI; MISTRO, 2013).

#### 3.1 O MODELO SIP

De acordo com Das, Roy e Chattopadhyay (2009), onde foram estabelecidas condições para uma situação de predação seletiva, considera-se um problema teórico em ecologia, onde ocorre a predação de indivíduos não infectados por uma determinada doença. Para representar essa situação, foi levado em consideração que a população de presas está dividida em duas classes quando na ocorrência da doença. Seriam  $S$  os indivíduos suscetíveis à doença, ou seja, a parcela saudável da população total; e  $I$  os indivíduos infectados pela doença. Supondo que a população contaminada pela doença não seja capaz de se reproduzir, então a variação da densidade populacional de presas ocorrerá apenas dentre os indivíduos suscetíveis. Também se releva a capacidade ambiental  $\kappa$  para um determinado número de indivíduos e portanto o crescimento da população suscetível é admitido como sendo logístico (GOTELLI, 2007). A taxa de crescimento intrínseco da população de presas suscetíveis é descrita por uma constante  $\alpha$ . É importante observar que a limitação para o crescimento leva em consideração a população total de presas, porque se supõe que os indivíduos infectados

também competem por alimento e espaço com os saudáveis.

A presença da doença na população de presas terá como resposta a diminuição de indivíduos suscetíveis, que por sua vez passam à classe de infectados. Aqui é considerada a forma de transmissão direta de parasitos, de um hospedeiro para o outro, ou seja, não houve necessidade de um vetor para a sua transmissão. Para a maioria das infecções, a taxa de transmissão por contato aumenta proporcionalmente à densidade da população. Daí, a taxa de produção de novas infecções é igual a  $\beta SI$ , onde  $\beta$  é o coeficiente de transmissão. Isso é chamado de transmissão dependente da densidade e também conhecido por lei da ação de massas. Considera-se que a doença leva à morte e de forma mais rápida que a morte natural, por isso desconsidera-se a mortalidade das presas suscetíveis. Não ocorre recuperação uma vez que infectado. E a mortalidade dos indivíduos infectados ocorre à taxa  $\delta$ .

A predação seletiva ocorre pela preferência pelos indivíduos suscetíveis, pois, por alguma razão biológica, conseguem detectar quais indivíduos possuem ou não a doença. A diminuição que ocorre na variação populacional de presas suscetíveis é dada pela equação de Holling da resposta funcional do tipo 2 (HOLLING, 1959). Essa resposta leva em consideração um tempo de manipulação de cada presa que o predador consome e ocorrerá a uma taxa de eficiência da predação  $\omega$  e uma constante de saturação média  $\mu$ .

Das, Roy e Chattopadhyay (2009) supõem que a variação da população de predadores  $P$  ocorre logisticamente e aumenta com a resposta funcional da predação de indivíduos suscetíveis vezes a constante de conversão de biomassa da predação, descrita por  $\varepsilon$ . Por essa razão, é proposta uma outra situação de variação da densidade populacional dos predadores ao problema. A população de predadores depende da eficiência da predação para aumentar e considera-se a morte de indivíduos à uma taxa  $\gamma$ . Ou seja, esta é a modificação do modelo de Rosenzweig-MacArthur (ROSENZWEIG; MACARTHUR, 1963), já discutido na subseção 2.2.4 do capítulo 2, onde considera-se a ocorrência da doença afetando a população de presas.

Com base no que foi assumido em Leonel (2011), segue o modelo matemático:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \alpha S \left(1 - \frac{S+I}{\kappa}\right) - \beta SI - \frac{\omega PS}{1 + \mu S}, \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \delta I, \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{\varepsilon \omega PS}{1 + \mu S} - \gamma P,\end{aligned}\tag{45}$$

$$S(0) \geq 0, I(0) \geq 0 \text{ e } P(0) \geq 0,$$

onde  $\alpha, \beta, \kappa, \omega, \mu, \delta, \varepsilon$  e  $\gamma$  são positivos.

Com o objetivo de simplificar as contas e reduzir a quantidade de parâmetros, optou-se pela seguinte mudança das variáveis:

$$u = \frac{S}{\kappa}, v = \frac{I}{\kappa}, w = \frac{P}{\kappa} \text{ e } \tau = \beta t \kappa;$$

e a mudanças de parâmetros:

$$a = \frac{\alpha}{\beta \kappa}, b = \frac{\omega}{\beta}, m = \mu \kappa, d = \frac{\delta}{\beta \kappa} \text{ e } g = \frac{\gamma}{\beta \kappa}.$$

Ao substituir no sistema (45) essas novas variáveis e parâmetros, obtém-se o sistema adimensional:

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= au(1 - u - v) - uv - \frac{buw}{1 + mu}, \\ \frac{dv}{d\tau} &= uv - dv, \\ \frac{dw}{d\tau} &= \frac{\varepsilon buw}{1 + mu} - gw,\end{aligned}\tag{46}$$

$$u(0) \geq 0, v(0) \geq 0 \text{ e } w(0) \geq 0,$$

onde  $a, b, w, m, d$  e  $g$  são positivos.

### 3.2 EQUILÍBRIOS E ESTABILIDADE

Do ponto de vista biológico, o maior interesse é saber o que ocorrerá no sistema a longo prazo (LUDWIG; JONES; HOLLING, 1978). Por isso, buscam-se por informações sobre o comportamento das soluções quando o tempo tende ao infinito. Para

isso, uma possibilidade é o estudo das soluções do sistema pelo primeiro método de Lyapunov (BOBKO, 2010). Pelo qual é possível descrever o comportamento das soluções quando estão próximas dos pontos de equilíbrio. É nesses pontos em que pode ocorrer a estabilidade das densidades das populações quando o tempo  $t$  cresce.

O sistema (46) tem quatro pontos de equilíbrio,  $P_0 = (0,0,0)$ ,  $P_1 = (1,0,0)$ ,  $P_2 = \left(d, \frac{a(1-d)}{(a+1)}, 0\right)$  e  $P_3 = \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg}, 0, \frac{\varepsilon a(\varepsilon b - mg - g)}{(\varepsilon b - mg)^2}\right)$ .

Chama-se o ponto  $P_0$  de solução trivial do sistema. Em termos biológicos, é quando ocorre a ausência de todas as populações. Em  $P_1$ , nota-se a presença apenas da população de presas suscetíveis, tanto a população de predadores quanto a de presas infectadas estão ausentes. Agora em  $P_2$ , se observa a presença apenas de presas, tanto de indivíduos suscetíveis como de infectados. E em  $P_3$  é onde ocorre a ausência de indivíduos doentes, uma situação de existência de predadores e presas suscetíveis. Portanto, apenas observando os pontos críticos, conclui-se que não ocorre situação de coexistência das espécies com a presença da infecção, isso mostra a possibilidade de ocorrer uma aparente competição entre indivíduos infectados e predadores.

Para analisar a estabilidade desses pontos, é necessário calcular a matriz jacobiana. Ela representa a melhor aproximação linear de uma função diferenciável nas vizinhanças de um ponto. A matriz jacobiana do sistema (46) é expressa por:

$$J(u, v, w) = \begin{pmatrix} a(1-2u-v) - v - \frac{bw}{(1+mu)^2} & -u(a+1) & \frac{-bu}{1+mu} \\ v & u-d & 0 \\ \frac{\varepsilon bw}{(1+mu)^2} & 0 & \frac{\varepsilon bu}{1+mu} - g \end{pmatrix}. \quad (47)$$

A forma pela qual os parâmetros influenciam na configuração de cada um dos possíveis casos, segue enunciada nos teoremas a seguir:

**Teorema 3.2.1** *O ponto de equilíbrio  $P_0$  é localmente instável para toda combinação de parâmetros.*

**Demonstração 3.2.1** Sendo a matriz jacobiana (47) calculada no ponto  $P_0$ :

$$J(P_0) = J(0,0,0) = \begin{pmatrix} a & 0 & 0 \\ 0 & -d & 0 \\ 0 & 0 & -g \end{pmatrix}.$$

Como  $J(P_0)$  é uma matriz diagonal, seus autovalores  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$  e  $\lambda_3$ , já estão explícitos. Logo, para quaisquer parâmetros temos que  $\lambda_1 = a > 0$ ,  $\lambda_2 = -d < 0$  e  $\lambda_3 = -g < 0$ , pois foram supostos positivos na formulação do modelo. Portanto o ponto  $P_0$  é localmente instável.

**Teorema 3.2.2** O sistema (46) tem dois pontos de equilíbrio em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$ :  $P_0$  e  $P_1$ ; e o ponto de equilíbrio  $P_1$  é localmente assintoticamente estável se as seguintes condições forem observadas:

- i.  $(1 - d) < 0$ ;
- ii.  $\left(\frac{\epsilon b}{1 + m} - g\right) < 0$ .

**Demonstração 3.2.2** Os pontos  $P_2$  e  $P_3$  não estão em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$ , pois como  $1 - d < 0$ , então em  $P_2$  a segunda coordenada  $[a(1 - d)/a + 1] < 0$  e para  $P_3$ , como  $(\epsilon b/1 + m) - g < 0$  então a terceira coordenada  $\epsilon a(\epsilon b - mg - g)/(\epsilon b - mg)^2 < 0$ . Quanto à estabilidade de  $P_1$ , observamos que todos os autovalores da matriz jacobiana são negativos:

$$J(P_1) = J(1,0,0) = \begin{pmatrix} -a & -(a+1) & \frac{-b}{1+m} \\ 0 & 1-d & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\epsilon b}{1+m} - g \end{pmatrix},$$

a qual é uma matriz triangular, então seus autovalores, explícitos na diagonal principal, são:  $\lambda_1 = -a < 0$ ,  $\lambda_2 = 1 - d < 0$  e  $\lambda_3 = (\epsilon b/1 + m) - g < 0$ .

Portanto, o ponto será localmente assintoticamente estável nessas condições.

**Teorema 3.2.3** *O sistema (46) tem três pontos de equilíbrio em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$ :  $P_0, P_1$  e  $P_2$ ; e o ponto de equilíbrio  $P_2$  é localmente assintoticamente estável se as seguintes condições forem observadas:*

- i.  $(1 - d) > 0$ ;
- ii.  $\left(\frac{\varepsilon b}{1 + m} - g\right) < 0$ .

**Demonstração 3.2.3** *O ponto  $P_3$  não está em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$ , pois  $(\varepsilon b/1 + m) - g < 0$ , então a terceira coordenada de  $P_3$ ,  $\varepsilon a(\varepsilon b - mg - g)/(\varepsilon b - mg)^2 < 0$ .*

*Calculando a matriz jacobiana (47) no ponto  $P_2$ :*

$$J(P_2) = \begin{pmatrix} -ad & -d(a+1) & \frac{-bd}{1+md} \\ \frac{a(1-d)}{a+1} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \end{pmatrix}, \quad (48)$$

*a qual tem o polinômio característico:*

$$p_{P_2}(\lambda) = \lambda^3 + \left[ad - \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right)\right] \lambda^2 + ad \left[(1-d) - \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right)\right] \lambda + \left[(-ad)(1-d) \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right)\right], \quad (49)$$

- i.  $ad - \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right) > 0$ ,
- ii.  $(-ad)(1-d) \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right) > 0$ ,
- iii.  $\left(ad - \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right)\right) ad \left((1-d) - \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right)\right) + ad(1-d) \left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right) > 0$ .

*Logo, as condições do critério de Routh-Hurwitz são satisfeitas. Portanto o ponto  $P_2$  é localmente assintoticamente estável.*

**Teorema 3.2.4** *O sistema (46) tem três pontos de equilíbrio em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$ :  $P_0, P_1$  e  $P_3$ ; e o ponto de equilíbrio  $P_3$  é localmente assintoticamente estável se as seguintes condições forem observadas:*

i.  $(1 - d) < 0$ ;

ii.  $\left(\frac{\varepsilon b}{1+m} - g\right) > 0$ .

**Demonstração 3.2.4** O ponto  $P_2$  não está em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$ , pois  $(1 - d) < 0$ , então a segunda coordenada de  $P_2$ ,  $a(1 - d)/(a + 1) < 0$ .

Calculando a matriz jacobiana (47) no ponto  $P_3$ :

$$J(P_3) = \begin{pmatrix} \frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} & \frac{-g(a+1)}{\varepsilon b - mg} & \frac{-g}{\varepsilon} \\ 0 & \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d & 0 \\ \frac{a}{b}(\varepsilon b - mg - g) & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (50)$$

a qual tem o polinômio característico:

$$\begin{aligned} p_{P_3}(\lambda) = & \lambda^3 + \left[ -\frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} - \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right] \lambda^2 + \\ & + \left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) + \frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right] \lambda + \\ & + \left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right], \end{aligned} \quad (51)$$

do qual pode-se concluir que:

$$\left[ -\frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} - \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right] > 0,$$

$$\left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right] > 0,$$

$$\begin{aligned} & \left[ -\frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} - \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right] \cdot \\ & \cdot \left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) + \frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right] - \\ & - \left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg} - d \right) \right] > 0. \end{aligned}$$

Logo, as condições do critério de Routh-Hurwitz são satisfeitas e portanto, o ponto  $P_3$  é localmente assintoticamente estável.

**Teorema 3.2.5** O sistema (46) tem os quatro pontos de equilíbrio em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$  e o ponto de equilíbrio  $P_2$  é instável e  $P_3$  localmente assintoticamente estável se as seguintes condições forem observadas:

- i.  $(1 - d) > 0$ ;
- ii.  $\left(\frac{\varepsilon b}{1 + m} - g\right) > 0$ ;
- iii.  $\left(\frac{\varepsilon b d}{1 + m d} - g\right) > 0$ .

**Demonstração 3.2.5** A partir da demonstração do teorema 3.2.4, com o cálculo da matriz jacobiana no ponto  $P_3$  (50) e seu respectivo polinômio característico (51), se  $(1 - d) > 0$ ,  $\left(\frac{\varepsilon b}{1 + m} - g\right) > 0$  e  $\left(\frac{\varepsilon b d}{1 + m d} - g\right) > 0$  então:

$$\begin{aligned} & \left[ -\frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} - \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg} - d\right) \right] > 0, \\ & \left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg} - d\right) \right] > 0, \\ & \left[ -\frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} - \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg} - d\right) \right] \cdot \\ & \cdot \left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) + \frac{ag(m(\varepsilon b - mg - g) - \varepsilon b)}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg} - d\right) \right] - \\ & - \left[ \frac{g}{\varepsilon} \frac{a}{b} (\varepsilon b - mg - g) \left(\frac{g}{\varepsilon b - mg} - d\right) \right] > 0. \end{aligned}$$

Logo, as condições do critério de Routh-Hurwitz são satisfeitas e portanto, o ponto  $P_3$  é localmente assintoticamente estável.

**Teorema 3.2.6** O sistema (46) tem os quatro pontos de equilíbrio em  $O = \{(u, v, w); u \geq 0, v \geq 0, w \geq 0\}$  e o ponto de equilíbrio  $P_3$  é instável e  $P_2$  localmente assintoticamente estável se as seguintes condições forem observadas:

- i.  $(1 - d) > 0$ ;



$$ii. \left( \frac{\varepsilon b}{1+m} - g \right) > 0;$$

$$iii. \left( \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \right) < 0.$$

**Demonstração 3.2.6** A partir da demonstração do teorema 3.2.3, com o cálculo da matriz jacobiana no ponto  $P_2$  (48) e seu respectivo polinômio característico (49), se  $(1-d) > 0$ ,  $\left( \frac{\varepsilon b}{1+m} - g \right) > 0$  e  $\left( \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \right) < 0$  então:

$$ad - \left( \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \right) > 0,$$

$$(-ad)(1-d) \left( \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \right) > 0,$$

$$\left( ad - \left( \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \right) \right) ad \left( (1-d) - \left( \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \right) \right) + ad(1-d) \left( \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \right) > 0.$$

Logo, as condições do critério de Routh-Hurwitz são satisfeitas e portanto, o ponto  $P_2$  é localmente assintoticamente estável.

### 3.3 NULICLINAIS

O estudo das nuliclinais é uma forma de interpretar geometricamente o que ocorre na dinâmica do espaço de fases de sistemas não-lineares, principalmente no caso de sistemas planares. O conjunto de nuliclinais consiste no conjunto de pontos para os quais um sistema  $x'_i = f_i(x)$  com  $x \in \mathbb{R}^n$  e  $i = 1, \dots, n$ , não varia, ou seja,  $x'_i = 0$ .

Para o sistema (46), tem-se a seguinte situação:

$$0 = au(1-u-v) - uv - \frac{buw}{1+mu},$$

$$0 = uv - dv,$$

$$0 = \frac{\varepsilon buw}{1+mu} - gw.$$

Dessa forma, sabe-se que o conjunto de nuliclinais é formado por  $u = 0$ ,  $v = 0$ ,  $w = 0$ ,  $u = d$ ,  $u = \frac{g}{\varepsilon b - mg}$  e  $w = \frac{-am}{b}u^2 - \frac{m(a+1)}{b}uv + \frac{a(m-1)}{b}u - \frac{(a+1)}{b}v + \frac{a}{b}$ .

Assim, é possível observar que as condições referentes à estabilidade dos pontos críticos e os próprios pontos críticos, são estabelecidos a partir de combinações e interseções das nuliclinais, respectivamente (6).

Um caso importante, obtido a partir das nuliclinais, é a relação formada pelos parâmetros, se  $w \neq 0$  e  $u = d$ , para  $u = \frac{g}{\varepsilon b - mg}$ :

$$d = \frac{g}{\varepsilon b - mg}. \quad (52)$$

A equação (52) pode ser interpretada como uma superfície no espaço dos parâmetros, a qual interfere como separatriz das condições de estabilidade, como enunciado nos teoremas 3.2.3, 3.2.4, 3.2.5, e 3.2.6.

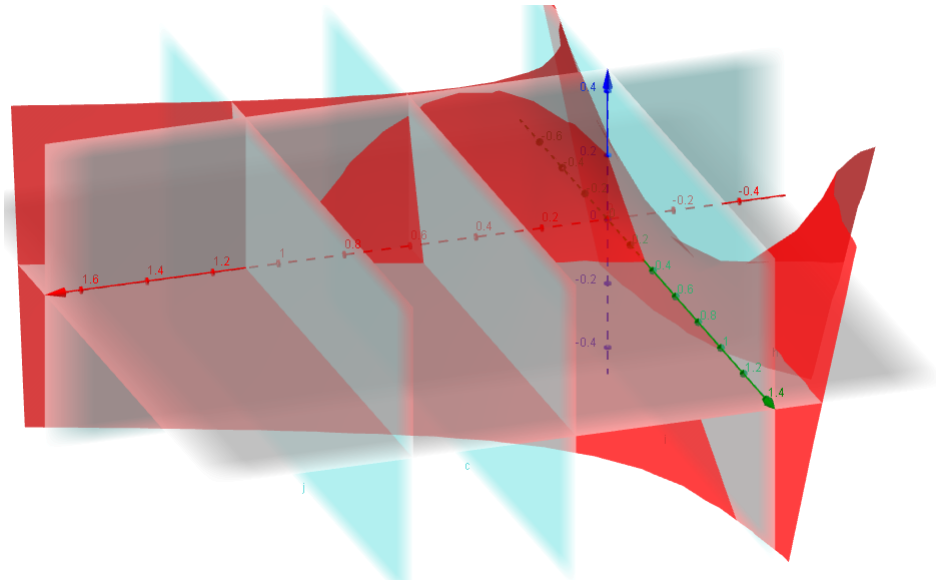


FIGURA 6: Nuliclinais do sistema (46).

## 4 PROJEÇÕES DE UM SISTEMA DE EQUAÇÕES DIFERENCIAIS ORDINÁRIAS

Sabe-se que o estudo da estabilidade de pontos críticos para sistemas com dimensão maior do que dois tem limitações, por causa da complexidade dos parâmetros e da difícil compreensão geométrica da dinâmica. Por esses motivos, propõe-se o estudo das projeções dos sistemas. As projeções consideradas de interesse são as dos planos com origem nos pontos críticos do sistema. Os sistemas que descrevem as projeções podem ter pontos críticos que não são projeções dos pontos críticos do sistema.

### 4.1 PROJEÇÕES DO SISTEMA *SIP*

No capítulo 3 apresentou-se um modelo para predação seletiva na ocorrência de doença contagiosa na população de presas, descrito por (46). Como visto, este modelo possui quatro pontos críticos (FIGURA 7), a saber:

- i.  $P_0 = (0, 0, 0)$ ,
- ii.  $P_1 = (1, 0, 0)$ ,
- iii.  $P_2 = \left( d, \frac{a(1-d)}{(a+1)}, 0 \right)$  e
- iv.  $P_3 = \left( \frac{g}{\epsilon b - mg}, 0, \frac{\epsilon a(\epsilon b - mg - g)}{(\epsilon b - mg)^2} \right)$ .

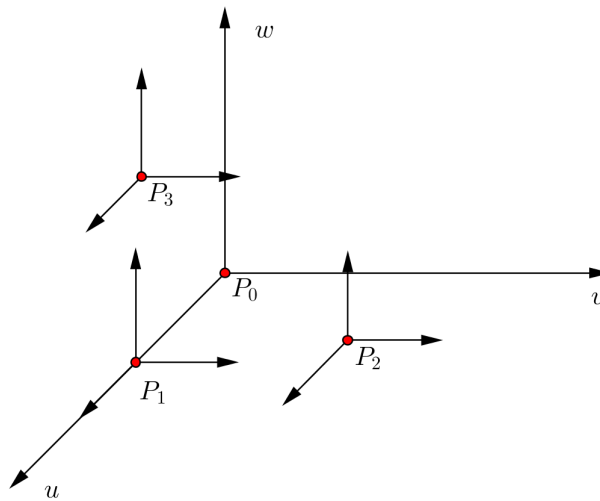


FIGURA 7: Pontos críticos do sistema  $uvw$ .

Ao fixar, a partir do ponto  $P_0$ , a coordenada  $w = 0$ , então o sistema (46) passa a ser escrito como:

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= au(1 - u - v) - uv, \\ \frac{dv}{d\tau} &= uv - dv.\end{aligned}\tag{53}$$

O sistema (53) é a projeção do sistema (46) quando  $w = 0$ .

De maneira análoga, pode-se considerar as outras projeções do sistema (46) para cada coordenada dos pontos críticos. Dessa forma, seriam encontrados 12 sistemas descrevendo projeções do sistema (46). Porém, para esse caso, como alguns dos sistemas se repetem, resultam 8 sistemas para estudo.

#### 4.1.1 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_0$

Para o sistema (46), quando  $w = 0$ , obtém-se o sistema (53). E quando  $v = 0$ , o sistema encontrado é:

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= au(1-u) - \frac{buw}{1+mu}, \\ \frac{dw}{d\tau} &= \frac{\varepsilon buw}{1+mu} - gw.\end{aligned}\tag{54}$$

É importante destacar que (54) é o sistema de Rosenzweig-MacArthur, conforme estudado na subseção 2.2.4 do capítulo 2. E quando  $u = 0$ , tem-se:

$$\begin{aligned}\frac{dv}{d\tau} &= -dv, \\ \frac{dw}{d\tau} &= -gw.\end{aligned}\tag{55}$$

#### 4.1.2 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_1$

Considerando as coordenadas do ponto  $P_1 = (1, 0, 0)$ , obtém-se novamente os sistemas (53) e (54). E para  $u = 1$ , o sistema encontrado é:

$$\begin{aligned}\frac{dv}{d\tau} &= v - dv, \\ \frac{dw}{d\tau} &= \frac{\varepsilon bw}{1+m} - gw.\end{aligned}\tag{56}$$

#### 4.1.3 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_3$

Com as coordenadas do ponto  $P_3 = \left( \frac{g}{\varepsilon b - mg}, 0, \frac{\varepsilon a(\varepsilon b - mg - g)}{(\varepsilon b - mg)^2} \right)$ , encontra-se novamente o sistema (54) e para as coordenadas não nulas:

$$\begin{aligned}\frac{dv}{d\tau} &= \left( \frac{g-d}{\varepsilon b - mg} \right) v, \\ \frac{dw}{d\tau} &= 0,\end{aligned}\tag{57}$$

e

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= au(1-u-v) - uv - \frac{buw^*}{1+mu}, \\ \frac{dv}{d\tau} &= uv - dv,\end{aligned}\tag{58}$$

onde  $w^* = \frac{\varepsilon a(\varepsilon b - mg - g)}{(\varepsilon b - mg)^2}$ .

#### 4.1.4 Sistemas obtidos a partir das coordenadas do ponto crítico $P_2$

Em cada uma das coordenadas do ponto  $P_2 = \left(d, \frac{a(1-d)}{(a+1)}, 0\right)$ , encontra-se novamente o sistema (53) quando  $w = 0$  e os sistemas:

$$\begin{aligned}\frac{dv}{d\tau} &= 0, \\ \frac{dw}{d\tau} &= \frac{\varepsilon b dw}{1+md} - gw,\end{aligned}\tag{59}$$

para  $u = d$  e

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= au(d-u) - \frac{buw}{1+mu}, \\ \frac{dw}{d\tau} &= \frac{\varepsilon buw}{1+mu} - gw,\end{aligned}\tag{60}$$

quando  $v = \frac{a(1-d)}{(a+1)}$ . O sistema (60) é, também, um sistema de Rosenzweig-MacArthur. Neste caso, ele apresenta dependência da constante adimensional  $d$ , a qual representa a capacidade de suporte deste sistema adimensional. O estudo desse sistema é o foco da próxima seção.

#### 4.2 ANÁLISE DO SISTEMA $uvw$ PARA $v = \frac{a(1-d)}{(a+1)}$

Enquanto os pontos críticos resultantes da maioria dos sistemas encontrados são projeções dos pontos críticos do sistema (46), no caso do sistema (60) encontra-se um ponto crítico com uma coordenada que não é projeção.

O sistema:

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= au(d-u) - \frac{buw}{1+mu}, \\ \frac{dw}{d\tau} &= \frac{\epsilon buw}{1+mu} - gw,\end{aligned}$$

possui três pontos de equilíbrio:

- i.  $E_0 = (0,0)$ ,
- ii.  $E_1 = (d,0)$  e
- iii.  $E_2 = \left( \frac{g}{\epsilon b - mg}, \frac{\epsilon a}{(\epsilon b - mg)} \left( d - \frac{g}{\epsilon b - mg} \right) \right)$ .

A forma pela qual os parâmetros influenciam na configuração de cada um dos possíveis casos para as condições de estabilidade dos pontos críticos em  $Q = \{(u, w) \in \mathbb{R}^2 | u \geq 0, w \geq 0\}$ , segue enunciada nos seguintes teoremas:

**Teorema 4.2.1** *O ponto de equilíbrio  $E_0$  é um ponto de sela para toda combinação de parâmetros.*

**Demonstração 4.2.1** *A matriz jacobiana do sistema (60) é:*

$$J(u, w) = \begin{pmatrix} a(d-2u) - \frac{bw}{(1+mu)^2} & \frac{-bu}{1+mu} \\ \frac{\epsilon bw}{(1+mu)^2} & \frac{\epsilon bu}{1+mu} - g \end{pmatrix}. \quad (61)$$

*Calculada no ponto  $E_0$ , resulta em:*

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} ad & 0 \\ 0 & -g \end{pmatrix}.$$

*Como  $J(E_0)$  é uma matriz diagonal, seus autovalores já estão explícitos. Logo, para quaisquer parâmetros temos que  $\lambda_1 = ad > 0$ ,  $\lambda_2 = -g < 0$ , portanto o ponto  $E_0$  é um ponto de sela.*

**Teorema 4.2.2** O sistema (60) tem dois pontos de equilíbrio em  $Q$  ( $E_0$  e  $E_1$ ) e o ponto de equilíbrio  $E_1$  é localmente estável se  $\left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right) < 0$ .

**Demonstração 4.2.2** O ponto  $E_2$  não pertence a  $Q$ , pois se  $(\varepsilon bd/1+md) - g < 0$ , então a segunda coordenada de  $E_2$  é negativa.

Para o ponto  $E_1$  a matriz jacobiana é:

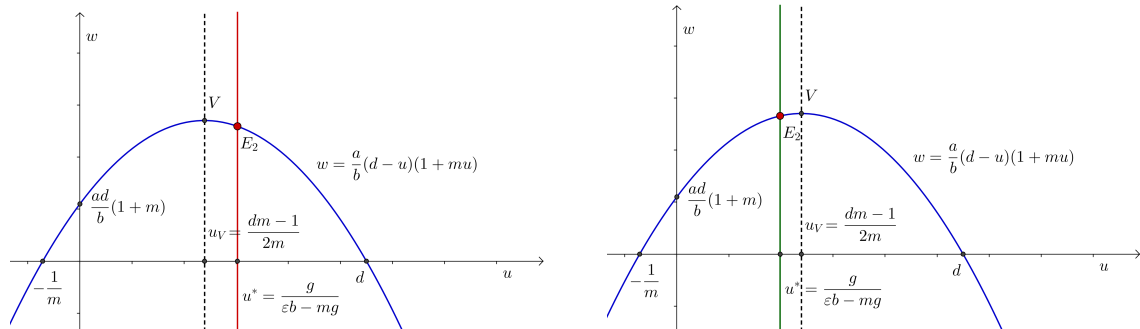
$$J(d,0) = \begin{pmatrix} -ad & \frac{-bd}{1+md} \\ 0 & \frac{\varepsilon bd}{1+md} - g \end{pmatrix}. \quad (62)$$

Neste caso, os autovalores da matriz são ambos negativos. Portanto o ponto  $E_1$  é localmente estável.

A seguir, são apresentados alguns resultados sobre a estabilidade do ponto de equilíbrio  $E_2$ :

**Teorema 4.2.3** Se  $\left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right) > 0$ , então o sistema (60) tem os três pontos de equilíbrio em  $Q$ . Neste caso, o ponto de equilíbrio  $E_1$  é um ponto de sela. E o ponto de equilíbrio  $E_2$  é:

- i. localmente assintoticamente estável se  $u^* = \frac{g}{\varepsilon b - mg} > \frac{dm-1}{2m}$ ;
- ii. localmente instável se  $u^* = \frac{g}{\varepsilon b - mg} < \frac{dm-1}{2m}$ .



(a) Localmente assintoticamente estável se

(b) Localmente instável se  $u^* < u_V$ .

$u^* > u_V$ .

FIGURA 8: Posição do ponto de equilíbrio  $E_2$  e a classificação da estabilidade.



**Demonstração 4.2.3**  $E_0 \in Q$  diretamente da definição de  $Q$  e  $E_1 \in Q$ , pois  $d > 0$ . Como  $\left(\frac{\varepsilon bd}{1+md} - g\right) > 0$  então  $(\varepsilon bd - mgd - g) > 0$  e  $(\varepsilon b - mg) > 0$ . Assim, sabe-se que  $E_2 \in Q$ .

A matriz (62) é a matriz jacobiana do ponto  $E_1$ . Por ser uma matriz triangular, os seus autovalores já são conhecidos e neste caso são um positivo e outro negativo. Portanto  $E_1$  é um ponto de sela.

A partir da matriz jacobiana (61) do sistema (60), obtém-se a matriz jacobiana para o ponto  $E_2$ :

$$J\left(\frac{g}{\varepsilon b - mg}, \frac{\varepsilon a}{(\varepsilon b - mg)}\left(d - \frac{g}{\varepsilon b - mg}\right)\right) = \begin{pmatrix} ag \frac{[\varepsilon b(md - 1) - mg(md + 1)]}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)} & \frac{-g}{\varepsilon} \\ \frac{a}{b}(\varepsilon bd - mgd - g) & 0 \end{pmatrix}. \quad (63)$$

O determinante e o traço da matriz (63) são, respectivamente:

$$\det J(E_2) = \frac{ag}{\varepsilon b}(\varepsilon bd - mgd - g)$$

e

$$\text{tr}(J(E_2)) = ag \frac{[\varepsilon b(md - 1) - mg(md + 1)]}{\varepsilon b(\varepsilon b - mg)}.$$

É possível determinar o sinal dos autovalores através do sinal do traço e do determinante. Dessa forma, como  $(\varepsilon bd - mgd - g) > 0$  então  $\det J(E_2) > 0$ . Portanto, a parte real dos autovalores são ambas positivas ou ambas são negativas.

Se ocorre a situação do item i, onde  $u^* = \frac{g}{\varepsilon b - mg} > \frac{dm - 1}{2m}$  (FIGURA 7(a)). Reescrevendo a desigualdade da forma a seguir:

$$\frac{g}{\varepsilon b - mg} > \frac{dm - 1}{2m},$$

$$2mg > (\varepsilon b - mg)(dm - 1),$$

$$2mg > \varepsilon b(dm - 1) - mg(dm - 1),$$

$$2mg + mg(dm - 1) > \varepsilon b(dm - 1),$$

$$0 > \varepsilon b(dm - 1) - mg(dm + 1),$$

concluí-se que  $\text{tr}(J(E_2)) < 0$ . Então a parte real dos autovalores da matriz (63) são ambas negativas. Portanto,  $E_2$  é localmente assintoticamente estável.

Para o item ii (FIGURA 7(b)) a demonstração é análoga à do item i.

**Teorema 4.2.4** Se  $\frac{dm-1}{2m} < u^* < d$  então o ponto de equilíbrio  $E_2 = (u^*, w^*)$  é globalmente estável no interior de  $Q$ .

**Demonstração 4.2.4** A prova é decorrente do teorema A.1.1. Sabe-se que  $E_2$  é localmente assintoticamente estável a partir do teorema 4.2.3. Assim satisfaz-se a primeira condição, ou seja,  $f(u^*) < 0$  onde  $f(u) = \frac{d}{du}(ug(u)) - \frac{p'(u)ug(u)}{p(u)} = a(d - 2u) - \frac{a(d - u)}{1 + mu}$ .

Agora, deve-se verificar se:

- i.  $\frac{f(u) - f(u^*)}{p(u) - p(u^*)}$  é  $\mathcal{C}^1$  e
- ii.  $\frac{d}{du} \left( \frac{f(u) - f(u^*)}{p(u) - p(u^*)} \right) \leq 0$  para  $0 \leq u \leq d$ .

A partir dos valores de:

$$p(u) - p(u^*) = \frac{bu}{1 + mu} - \frac{bu^*}{1 + mu^*} = \frac{b(u - u^*)}{(1 + mu)(1 + mu^*)}$$

e

$$\begin{aligned} f(u) - f(u^*) &= a(d - 2u) - \frac{a(d - u)}{1 + mu} - a(d - 2u^*) - \frac{a(d - u^*)}{1 + mu^*} \\ &= 2a(u^* - u) + \frac{a(1 + md)(u - u^*)}{(1 + mu)(1 + mu^*)}, \end{aligned}$$

obtem-se:

$$\frac{f(u) - f(u^*)}{p(u) - p(u^*)} = \frac{a}{b}(1 + md) - 2(1 + mu)(1 + mu^*) \in \mathcal{C}^1. \quad (64)$$

E com (64) obtem-se:

$$\frac{d}{du} \left( \frac{f(u) - f(u^*)}{p(u) - p(u^*)} \right) = -2m(1 + mu^*) \leq 0, \text{ para } 0 < \frac{dm-1}{2m} < u < d. \quad (65)$$

Portanto  $E_2$  é globalmente estável no interior do primeiro quadrante.

Com a função de Lyapunov (68), descrita no apêndice A, pode-se escrever para o sistema (60):

$$L(u, w) = \left(\varepsilon - \frac{mg}{b}\right)(u - u^*) - \frac{g}{b} \ln \left(\frac{u}{u^*}\right) + (w - w^*) - w^* \ln \left(\frac{w}{w^*}\right), \quad (66)$$

onde  $(u^*, w^*) = E_2$ . Essa é outra forma de verificar que o ponto de equilíbrio  $E_2$  é globalmente estável no interior de  $Q$ .

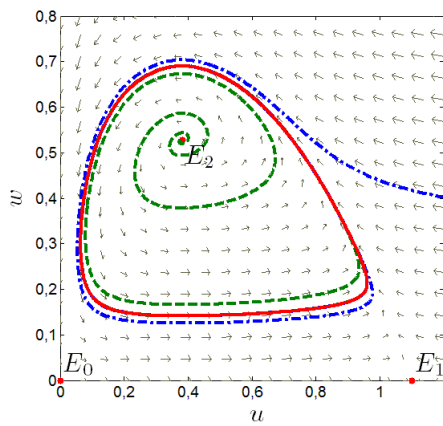
A figura 12 ilustra o comportamento das trajetórias do sistema (60) para alguns valores de  $\varepsilon$ . É possível observar que as trajetórias inferiores convergem para o ponto  $E_2$ , enquanto as trajetórias superiores se mantêm afastadas, elas convergem para o ciclo limite, como pode ser também observado nas figuras 9, 10, 11 e 12.

**Teorema 4.2.5** Se  $u^* = \frac{g}{\varepsilon b - mg} < \frac{dm-1}{2m}$ , então existe uma solução periódica de (60).

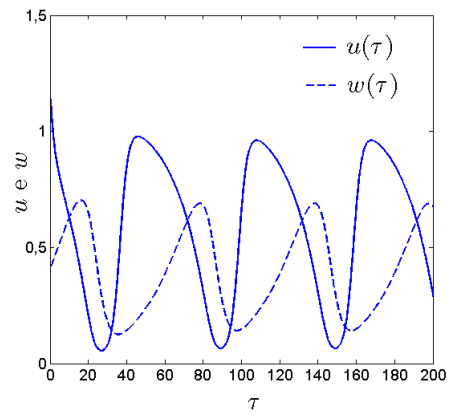
**Demonstração 4.2.5** Sabe-se, do teorema 4.2.3, que se  $\frac{g}{\varepsilon b - mg} < \frac{dm-1}{2m}$ , então  $E_2$  é instável. Pelo teorema de Poincaré-Bendixson, segue que o conjunto  $\omega$ -limite de toda solução iniciando no interior de  $Q$ , exceto o ponto de equilíbrio positivo, tem uma órbita periódica como seu ciclo limite.

**Teorema 4.2.6** Se  $u^* = \frac{g}{\varepsilon b - mg} > \frac{dm-1}{2m}$ , então não existe uma solução periódica de (60). Toda solução em  $Q$ , converge para o ponto de equilíbrio  $E_2$ .

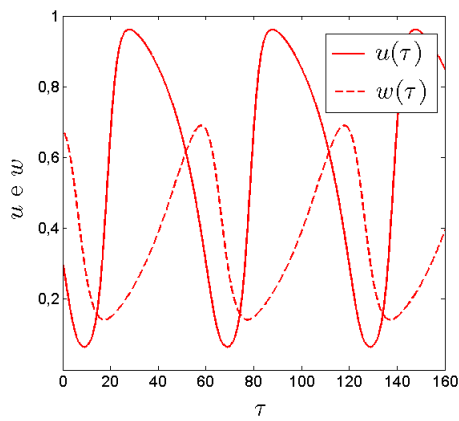
**Demonstração 4.2.6** A demonstração pode ser encontrada em Hsu (1978) e Cheng, Hsu e Lin (1981).



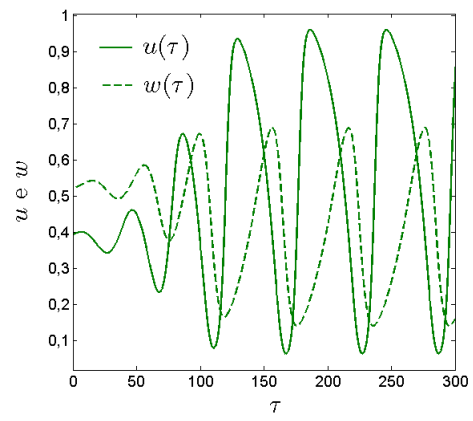
(a) Plano de fase do sistema e trajetórias interna e externa à órbita estável.



(b) Comportamento das funções  $u(\tau)$  e  $w(\tau)$ , referentes à trajetória externa.



(c) Comportamento das funções  $u(\tau)$  e  $w(\tau)$ , próximas da órbita estável



(d) Comportamento das funções  $u(\tau)$  e  $w(\tau)$ , referentes à trajetória interna.

FIGURA 9: Comportamento das soluções para o sistema (60).

Também é possível verificar a unicidade do ciclo limite para o caso do sistema (60) dentro da classe de sistemas de Gause, vide apêndice A, como demonstrado por Kuang e Freedman (1988).

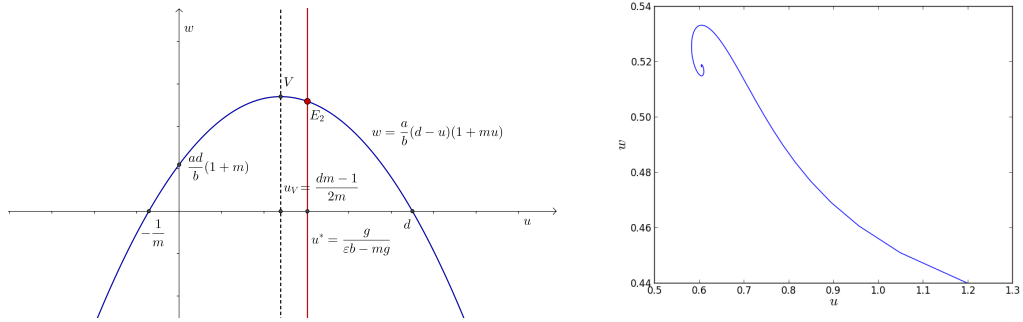
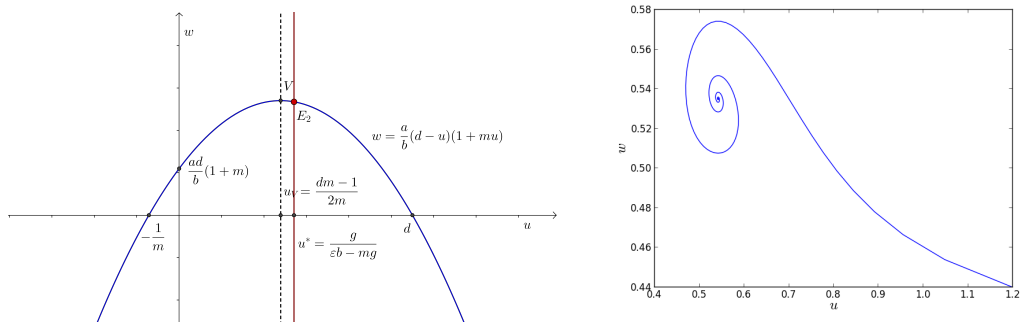
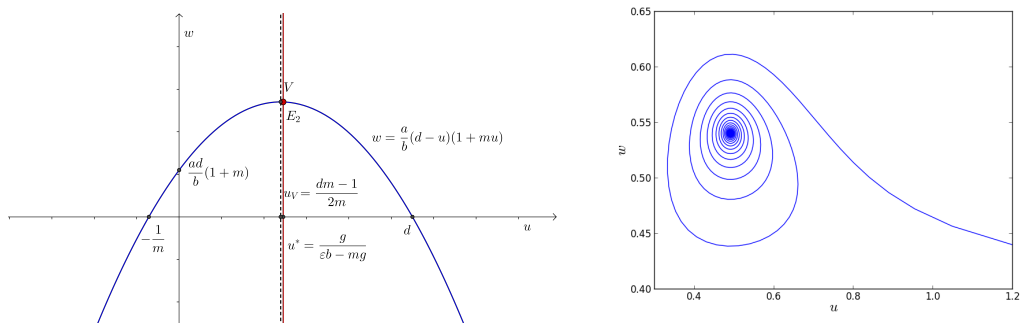
(a)  $\varepsilon = 0,90$ (b)  $\varepsilon = 0,92$ (c)  $\varepsilon = 0,94$ 

FIGURA 10: Nulclinais, à esquerda, e trajetória do sistema (60), à direita, para alguns valores de  $\varepsilon$ . A trajetória converge para o ponto de equilíbrio  $E_2$ . Foram utilizados os parâmetros:  $a = 0,5$ ;  $b = 2,5$ ;  $d = 1,1$ ;  $m = 7,0$  e  $g = 0,26$ . Condições iniciais  $u(0) = 1,2$  e  $w(0) = 0,44$

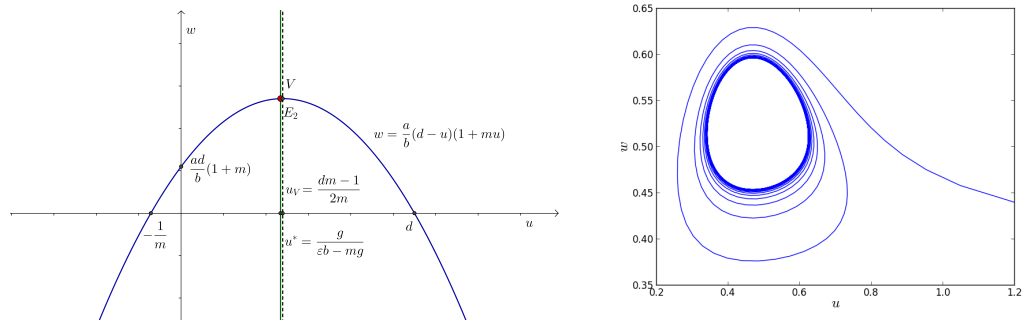
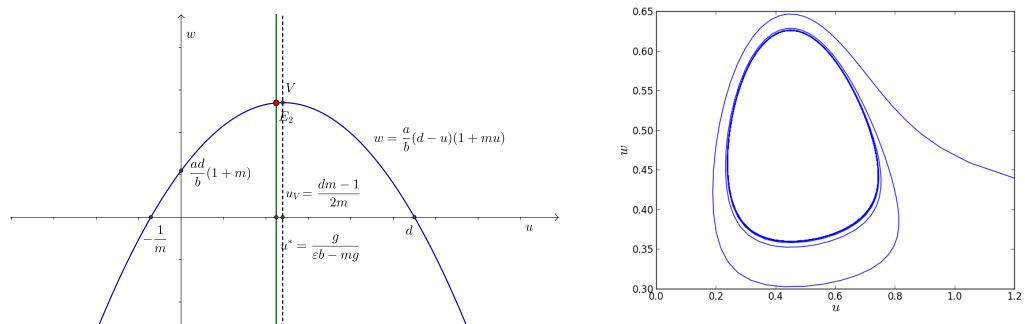
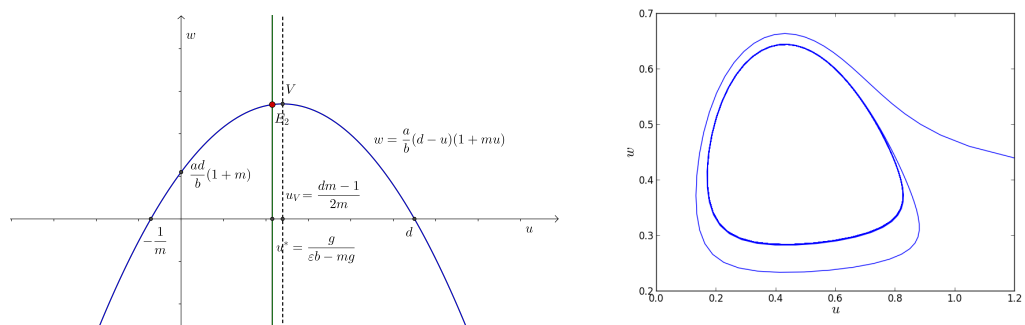
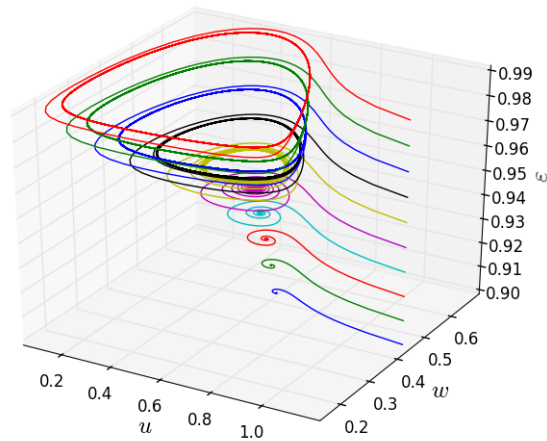
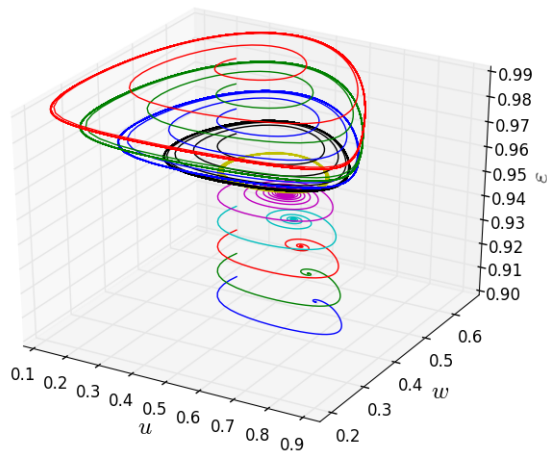
(a)  $\varepsilon = 0,95$ (b)  $\varepsilon = 0,96$ (c)  $\varepsilon = 0,97$ 

FIGURA 11: Nulclinais, à esquerda, e trajetória do sistema (60), à direita, para alguns valores de  $\varepsilon$ . A trajetória converge para o ciclo limite. Foram utilizados os parâmetros:  $a = 0,5$ ;  $b = 2,5$ ;  $d = 1,1$ ;  $m = 7,0$  e  $g = 0,26$ . Condições iniciais  $u(0) = 1,2$  e  $w(0) = 0,44$



(a) Trajetórias nas condições iniciais  $u(0) = 1,2$  e  $w(0) = 0,44$ .



(b) Trajetórias nas condições iniciais  $u(0) = 0,34$  e  $w(0) = 0,54$ .

FIGURA 12: Trajetórias do sistema (60) para alguns valores de  $\varepsilon$ . Foram utilizados os parâmetros:  $a = 0,5$ ;  $b = 2,5$ ;  $d = 1,1$ ;  $m = 7,0$  e  $g = 0,26$ .

## 5 CONCLUSÃO

De acordo com Justus (2008), o uso de algumas ferramentas matemáticas aplicadas ao estudo de dinâmicas biológicas deve ser cauteloso. Sabe-se que as dinâmicas biológicas são muito mais suscetíveis à instabilidade devido a pequenas alterações do que os problemas físicos em mecânica, por exemplo, para os quais foram desenvolvidas as ferramentas matemáticas, inicialmente.

Nos problemas apresentados, utilizam-se funções para as quais os teoremas de equações diferenciais garantem existência e unicidade das soluções. Fora dessas condições os problemas se tornam cada vez mais complicados de se resolver e demandam de conceitos matemáticos bem mais sofisticados. A análise qualitativa é um exemplo dessa situação. Quando não é possível escrever de forma direta uma expressão para a solução de determinada equação diferencial, ou até mesmo, quando a expressão é dada por muitos termos, sendo difícil interpretar a dinâmica da solução, busca-se por respostas através da análise qualitativa.

Modelos predador-presa com suposições menos limitantes, como as do de Lotka-Volterra, têm capacidade de gerar vários padrões de abundância, como pontos de equilíbrio estáveis, ciclos multi-geracionais, caos e outros. Esses padrões são encontrados no estudo de populações reais e o desafio é utilizá-los de forma a obter respostas sobre o comportamento das populações reais junto aos outros fatores ambientais.

Sobre a predação com seleção devido a presença de determinada doença na população de presas, a sobrevivência do predador é dependente da dinâmica da comunidade de presas suscetíveis e infectadas. Como sempre, esse modo de predação afeta a dinâmica da população de presas infectadas por contato, de forma indireta. Nesse trabalho, foi realizada a revisão do trabalho de Leonel (2011). Algumas contas



foram corrigidas e melhor escritas. No modelo *SIP* descrito por (45), observa-se a não coexistência da população de predadores e da doença, ou seja, não existem combinações de parâmetros nas quais ambas permanecem no meio. Essa dinâmica se assemelha à competição de predadores, recebendo o nome de aparente competição (HOLT, 1977).

A influência de um parasito na dinâmica populacional do hospedeiro ainda é uma questão não resolvida em ecologia de populações, pois mesmo sabendo da influência que os parasitos têm sobre taxas demográficas e que modelos matemáticos apontam o potencial de um parasito sobre a dinâmica do hospedeiro, ainda são incomuns dados reais sobre esse tipo de interação afetar de forma significativa (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007).

A aparente situação de competição (HOLT, 1977) é revelada pelo comportamento das soluções. Pensamos na população de presas suscetíveis na situação de recurso explorado pela população de predadores e pelo parasito responsável pela doença infecciosa, o que se configura como competição de exploração, pela interação indireta mediada pelo recurso compartilhado.

Experimentos futuros e conjuntos de investigações podem ajudar a verificar quando ou não os processos prescritos por esse modelo funcionam num modo similar ao do mundo real.

Sabe-se que o estudo da estabilidade de pontos críticos para sistemas com dimensão maior do que dois tem limitações, por causa da complexidade dos parâmetros (RODRIGUES; OSSANI; MISTRO, 2013) e da difícil compreensão geométrica da dinâmica. Por esses motivos, foi proposto no capítulo 4 o estudo das projeções do sistema (46), com o objetivo de ser este um exemplo. As projeções consideradas de interesse são as dos planos com origem nos pontos críticos do sistema. Como observado, os sistemas que descrevem as projeções podem ter pontos críticos que não são projeções dos pontos críticos do sistema, como ocorreu no estudo do sistema (60). Neste caso, o ponto de equilíbrio  $E_2$  surge no plano  $uw$  com  $v = \frac{a(1-d)}{(a+1)}$ .

Uma interpretação à situação encontrada, seria controlar a população em  $v = \frac{a(1-d)}{(a+1)}$ , tornando possível uma situação de coexistência regida pelo modelo de Rosenzweig-MacArthur onde a capacidade de suporte do ambiente é determinada pela constante adimensional  $d$ . E a taxa crescimento adimensional é  $ad$ . Dessa forma os parâmetros dimensionais  $\beta$  e  $\delta$ , referentes à contaminação e mortalidade da doença, respectivamente, influenciam e modificam a capacidade de suporte do ambiente.

## 5.1 TRABALHOS FUTUROS

Pretende-se seguir para o estudo de modelos com a ocorrência de dispersão. Para tanto, inicialmente, serão considerados os problemas propostos por Kenkre e Kuperman (2003) e Xu (2008).

Em Kenkre e Kuperman (2003) é estudada a aplicabilidade da equação de Fisher, a qual combina difusão com a não-linearidade logística. O objetivo dos autores é estudar a forma de colônias de bactérias. São considerados na descrição da dinâmica a taxa de crescimento  $a$ , um parâmetro referente a competição de recursos  $b$  e o coeficiente de difusão  $D$ . A equação básica que descreve essa dinâmica espaço-temporal da população de bactérias, descrita por  $u(x, t)$ , onde a posição é representada por  $x$  e o tempo por  $t$ , é a equação de Fisher:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + au(x, t) - bu^2(x, t).$$

Já o trabalho de Xu (2008) tem por objetivo a prova da existência de soluções globais para modelos predador-presa com difusão cruzada. É estudado o sistema:

$$\begin{aligned} u_t - \Delta[(d_1 + \alpha_{11}u + \alpha_{12}v)u] &= u(a_1 - b_1u - c_1v) \text{ em } \Omega \times [0, \infty), \\ v_t - \Delta[(d_2 + \alpha_{21}u + \alpha_{22}v)v] &= v(a_2 - b_2u - c_2v) \text{ em } \Omega \times [0, \infty), \\ \partial_\eta u &= \partial_\eta v = 0 \text{ em } \partial\Omega \times [0, \infty), \\ u(x, 0) &= u_0(x) \geq 0, \quad v(x, 0) = v_0(x) \geq 0 \text{ em } \Omega, \end{aligned}$$

onde  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ , com  $n \geq 1$ , é um domínio limitado com contorno suave  $\partial\Omega$ ,  $\eta$  é o vetor normal unitário externo do contorno  $\partial\Omega$  e  $\partial_\eta = \partial/\partial\eta$ .  $\alpha_{ij}$  são constantes não-negativas para  $i, j = 1, 2$ . E  $d_i, b_i, c_i$ , para  $i, j = 1, 2$ , e  $a_1$  são constantes positivas, apenas  $a_2$  pode ser não-positiva. Ao considerar  $u$  e  $v$  como funções não-negativas, elas representam as densidades populacionais de presas e predadores, respectivamente.

Uma introdução ao estudo de equações diferenciais difusivas pode ser encontrada em Jones, Plank e Sleeman (2010), Malchow, Petrovskii e Venturino (2008) e Murray (2002).

## REFERÊNCIAS

- ANAGNOST, J. J.; DESOER, A. An elementary proof of the Routh-Hurwitz stability criterion. **Circuits Systems Signal Process**, v. 10, n. 1, p. 101–114, 1991.
- ASCHER, U. M.; PETZOLD, L. R. **Computer Methods for Ordinary Differential Equations and Differential-Algebraic Equations**. 1. ed. Philadelphia: SIAM, 1998.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas (Tradução de Adriano Sanches Melo)**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2007.
- BOBKO, N. **Estabilidade de Lyapunov e Propriedades Globais para Modelos de Dinâmica Viral**. Dissertação (Mestrado) — PPGMA, Universidade Federal do Paraná, 2010.
- BOYCE, W. E. **Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno (Tradução de Valéria de Magalhães Iorio)**. 8. ed. Rio de Janeiro: LTC, 2006.
- CHENG, K. S.; HSU, S. B.; LIN, S. S. Some results on global stability of a predator-prey system. **Journal of Mathematical Biology**, v. 12, p. 115–126, 1981.
- DAS, K. pada; ROY, S.; CHATTOPADHYAY, J. Effect of disease-selective predation on prey infected by contact and external sources. **BioSystems**, v. 95, n. 3, p. 188–199, 2009.
- DOERING, C. I.; LOPES, A. O. **Equações Diferenciais Ordinárias**. Rio de Janeiro: IMPA, 2005.
- GOTELLI, N. J. **Ecologia (Tradução de Gonçalo Ferraz)**. 3. ed. Londrina: Planta, 2007.
- HILKER, F. M.; MALCHOW, H. Strange periodic attractors in a prey-predator system with infected prey. **Mathematical Population Studies**, v. 13, n. 1, p. 119–134, 2006.
- HIRSCH, M. W.; SMALE, S.; DEVANEY, R. L. **Differential Equations, Dynamical Systems and an Introduction to Chaos**. 2. ed. San Diego: Elsevier, 2004.
- HOLLING, C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. **Canadian Entomologist**, v. 91, n. 7, p. 385–398, 1959.
- HOLT, R. D. Predation, apparent competition and the structure of prey community. **Theoretical Population Biology**, v. 12, p. 197–229, 1977.
- HSU, S. B. On global stability of a predator-prey system. **Mathematical Biosciences**, v. 39, p. 1–10, 1978.
- HSU, S. B. A survey of constructing Lyapunov functions for mathematical models in population biology. **Taiwanese Journal of Mathematics**, v. 9, n. 2, p. 151–173, 2005.

JONES, D. S.; PLANK, M. J.; SLEEMAN, B. D. **Differential Equations and Mathematical Biology**. 2. ed. Boca Raton: CRC, 2010.

JUSTUS, J. Ecological and Lyapunov stability. **Philosophy of Science**, v. 75, n. 1, p. 421–436, 2008.

KENKRE, V. M.; KUPERMAN, M. N. Applicability of the fisher equation to bacterial population dynamics. **Physical Review E**, v. 67, n. 051921, p. 1–5, 2003.

KESHET, L. E. **Mathematical Models in Biology**. Philadelphia: SIAM, 2005.

KLEINA, M. **Resolução Numérica do Modelo de Lotka-Volterra**. Dissertação (Trabalho de Conclusão de Curso) — Graduação em Matemática Industrial, Universidade Federal do Paraná, 2009.

KOOI, B. W.; VOORN, G. A. van; DAS, K. pada. Stabilization and complex dynamics in a predator-prey model with predator suffering from an infectious disease. **Ecological Complexity**, v. 8, n. 1, p. 113 – 122, 2011.

KUANG, Y.; FREEDMAN, H. I. Uniqueness of limit cycles in Gause-type models of predator-prey systems. **Mathematical Biosciences**, v. 88, n. 1, p. 67–84, 1988.

LEONEL, D. F. F. **Modelos para Ecologia da Dinâmica de Predação**. Dissertação (Trabalho de Conclusão de Curso) — Graduação em Matemática, Universidade Federal do Paraná, 2011.

LUDWIG, D.; JONES, D.; HOLLING, C. Qualitative analysis of insect outbreak systems: The budworm and forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, n. 1, p. 315–332, 1978.

MALCHOW, H.; PETROVSKII, S. V.; VENTURINO, E. **Spatiotemporal Patterns in Ecology and Epidemiology : Theory, Models, and Simulation**. Boca Raton: CRC, 2008.

MALTHUS, T. R. **An Essay on the Principle of Population**. London: Library of Economics and Liberty, 1798. Disponível em: <<http://www.econlib.org/library/Malthus/malPop7.html>>.

MASSERA, J. L. On liapounoff's conditions of stability. **Annals of Mathematics**, v. 50, n. 3, p. 705–721, 1949.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology I: An Introduction**. 3. ed. New York: Springer, 2002.

PINOTTI, C. de A. S. **Método de Lyapunov para Estudo de Estabilidade das Soluções de Equações Diferenciais Parciais em  $\mathcal{L}^2$** . Dissertação (Trabalho de Conclusão de Curso) — Graduação em Matemática, Universidade Federal do Paraná, 2013.

RIBEIRO, A. R. **Análise Qualitativa de um Modelo Epidemiológico com Predação Seletiva**. Dissertação (Trabalho de Conclusão de Curso) — Graduação em Matemática, Universidade Federal do Paraná, 2010.

RODRIGUES, L. A. D.; OSSANI, S.; MISTRO, D. C. Dinâmica de um sistema presa-predador com predador infectado por uma doença. **Biomatemática**, v. 23, p. 57–80, 2013.

ROSENZWEIG, M. L.; MACARTHUR, R. H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. **American Naturalist**, v. 97, n. 895, p. 209–223, 1963.

SIEKMANN, I.; MALCHOW, H.; VENTURINO, E. On competition of predators and prey infection. **Ecological Complexity**, v. 7, n. 1, p. 446–457, 2010.

SOTOMAYOR, J. **Lições de Equações Diferenciais Ordinárias**. Rio de Janeiro: IMPA, 1979.

VERHULST, P. F. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. **Correspondance mathématique et physique**, v. 10, p. 113–121, 1938.

VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. **Nature**, n. 118, p. 558–560, 1926.

VRIES, G. de *et al.* **A Course in Mathematical Biology: Quantitative Modeling with Mathematical and Computational Methods**. Philadelphia: SIAM, 2006.

WEISS, H. **A Mathematical Introduction to Population Dynamics**. Rio de Janeiro: IMPA, 2009.

XU, S. Existence of global solutions for a predator-prey model with cross-diffusion. **Electronic Journal of Differential Equations**, n. 6, p. 1–14, 2008.

## APÊNDICE A – SISTEMAS PREDADOR-PRESA

Alguns resultados sobre a estabilidade global de sistemas predador-presa foram estudados por Kuang e Freedman (1988), Hsu (1978), Cheng, Hsu e Lin (1981) e são apresentados a seguir.

### A.1 SISTEMA DE GAUSE

Sejam  $x(t)$  e  $y(t)$  as densidades populacionais de presas e predadores no tempo  $t$ , respectivamente. O sistema predador-presa de Gause é:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= xg(x) - cp(x)y, \\ \frac{dy}{d\tau} &= (p(x) - d)y, \\ x(0) &> 0 \text{ e } y(0) > 0,\end{aligned}\tag{67}$$

onde  $g(x)$  é uma função descrevendo a taxa de crescimento intrínseco da espécie de presas,  $p(x)$  é uma função descrevendo a taxa de crescimento específico da espécie de predadores,  $c > 0$  é a taxa de conversão e  $d > 0$  é a taxa de mortalidade da espécie de predadores. Assume-se que  $g(x)$  e  $p(x)$  satisfazem:

- i.  $g(0) > 0$  e que existe uma constante  $K > 0$  tal que  $g(K) = 0$  e  $g(x) > 0$  para  $0 \leq x < K$ .
- ii.  $p(0) = 0$  e  $p'(x) > 0$  para  $0 \leq x \leq K$ .

A partir de (67),  $x' = 0$  se, e somente se,  $y = \frac{xg(x)}{cp(x)}$  e  $y' = 0$  se, e somente se,  $x = x^*$ , onde  $x^*$  satisfaz  $p(x^*) = d$ . Chamam-se  $y = \frac{xg(x)}{cp(x)}$  e  $x = x^*$  de nuliclinais.

Kuang e Freedman (1988) verifica que um único ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*)$  existe se  $x^* < K$  e  $(x^*, y^*)$  é localmente assintoticamente estável se provado que:

$$\frac{d}{dx} \left( \frac{xg(x)}{cp(x)} \right) \Big|_{x=x^*} < 0.$$

Para verificar se o ponto de equilíbrio  $(x^*, y^*)$  é globalmente estável no primeiro quadrante do plano  $xy$ , Hsu (1978) introduz a função de Lyapunov:

$$L(x, y) = \int_{x^*}^x \frac{p(\xi) - d}{p(\xi)} d\xi + c \int_{y^*}^y \frac{\eta - y^*}{\eta} d\eta. \quad (68)$$

A demonstração de que a função (68) é de fato uma função de Lyapunov foi proposta por Cheng, Hsu e Lin (1981), assim como o seguinte resultado:

**Teorema A.1.1** *Para o sistema descrito em (67), satisfazendo as condições descritas anteriormente para as funções  $g$  e  $p$ , e supondo que:*

- i.  $(x^*, y^*)$  é localmente assintoticamente estável, ou seja,  $f(x^*) < 0$  onde  $f(x) = \frac{d}{dx}(xg(x)) - \frac{p'(x)xg(x)}{p(x)}$ ,
- ii.  $\frac{f(x) - f(x^*)}{p(x) - p(x^*)}$  é  $\mathcal{C}^1$  e  $\frac{d}{dx} \left( \frac{f(x) - f(x^*)}{p(x) - p(x^*)} \right) \leq 0$  para  $0 \leq x \leq K$ ,

então  $(x^*, y^*)$  é globalmente estável no interior do primeiro quadrante.

## A.2 SISTEMA DE KOLMOGOROV

Sejam  $x(t)$  e  $y(t)$  as densidades populacionais de presas e predadores no tempo  $t$ , respectivamente. O sistema de Kolmogorov é:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= xf(x, y), \\ \frac{dy}{d\tau} &= yg(x, y), \\ x(0) &> 0 \text{ e } y(0) > 0. \end{aligned} \quad (69)$$

Ao serem satisfeitos os itens abaixo:

- i. existe  $K > 0$  tal que  $(x - K)f(x, 0) < 0$  para todo  $x \geq 0$  e  $x \neq K$ ;
- ii. existe  $\hat{y} > 0$  tal que  $(y - \hat{y})f(0, y) < 0$  para todo  $y \geq 0$  e  $y \neq \hat{y}$ ;
- iii.  $\frac{\partial f}{\partial y} < 0$  em  $Q = \{(x, y); \quad x > 0, \quad y > 0\}$ ;
- iv. para cada  $(\alpha, \beta) \in Q$ ,  $\frac{\partial f}{\partial x}(\alpha, \beta)\alpha + \frac{\partial f}{\partial y}(\alpha, \beta)\beta < 0$ ;
- v. existe  $\hat{x} > 0$  tal que  $(x - \hat{x})g(x, 0) > 0$  para todo  $x \geq 0$  e  $x \neq \hat{x}$ ;
- vi.  $\frac{\partial g}{\partial y} < 0$  em  $Q$ ;



vii. para cada  $(\alpha, \beta) \in Q$ ,  $\frac{\partial g}{\partial x}(\alpha, \beta)\alpha + \frac{\partial g}{\partial y}(\alpha, \beta)\beta > 0$ ;

viii.  $\hat{x} < K$ ;

então a solução  $(x(t), y(t)) \in Q$  é positiva, limitada e existe um único equilíbrio  $(x^*, y^*) \in Q$  (CHENG; HSU; LIN, 1981).

**Teorema A.2.1** *Sejam assumidos os itens anteriores. Assume-se também que  $(x^*, y^*)$  é localmente estável e  $x \frac{\partial f}{\partial x}(x, y) + y \frac{\partial g}{\partial y}(x, y) < 0$  para  $0 \leq x \leq K$  e  $y > 0$ . Então  $(x^*, y^*)$  é um atrator global de (69).*

Maiores detalhes sobre a estabilidade global do sistema de Kolmogorov, bem como a demonstração do teorema A.2.1, podem ser encontrados em Cheng, Hsu e Lin (1981) e Hsu (2005).

## APÊNDICE B – PROGRAMAS

### B.1 PROGRAMA IMPLEMENTADO EM PYTHON 3.2

O código a seguir foi utilizado para gerar as figuras 11(a) e 11(b).

```
# -----
#
# du/dt = a*u*(d-u)-b*u*w/(1+m*u)
# dw/dt = epsilon*b*u*w/(1+m*u)-g*w
# u=x[0] e w=x[1]
#
# -----

import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt
from mpl_toolkits.mplot3d import Axes3D

fig = plt.figure()
ax = fig.add_subplot(111, projection='3d')

def sis(t,x):
    vet = np.array( [a*x[0]*(d-x[0])-b*x[0]*x[1]/(1+m*x[0]),
                    epsilon*b*x[0]*x[1]/(1+m*x[0]) - g*x[1] ])
    return vet

def rk4(t,x,h):
    k1 = h*sis(t,x)
    k2 = h*sis(t+h/2,x+k1/2)
    k3 = h*sis(t+h/2,x+k2/2)
    k4 = h*sis(t+h,x+k3)
    xn = x + k1/6.0 + k2/3.0 + k3/3.0 + k4/6.0
    return xn

epsilon = 0.90
for j in range(0,10):
    h = 1.0
    t = [0.0]
    x = [np.array([0.34,0.54])]
```

```

n = int(1000/h)
a = 0.5
b = 2.5
m = 7.0
d = 1.1
g = 0.26

for i in range(0,n):
    tn = t[0]+(i+1)*h
    xn = rk4(t[i],x[i],h)
    t.append(tn)
    x.append(xn)

x = np.array(x)
ax.plot(x[:,0], x[:,1], epsilon, zdir='z')
ax.set_xlabel(r'$u$', fontsize=18)
ax.set_ylabel(r'$w$', fontsize=18)
ax.set_zlabel(r'$\varepsilon$', fontsize=18)
epsilon = (epsilon*100 + 1)/100

plt.show()

```

## B.2 PROGRAMA IMPLEMENTADO EM MATLAB

A seguir está o código da função que define o sistema de equações diferenciais ordinárias.

```

function dydt = sistemaE(t,y)

dydt = zeros(2,1);

a = 0.5;
b = 2.5;
d = 1.1;
e = 0.9;
m = 7.0;
g = 0.26;

dydt(1) = (a.*(d-y(1)) - (b.*y(2)./(1+m.*y(1)))).*y(1);
dydt(2) = ((e.*b.*y(1) ./ (1+m.*y(1))) - g).*y(2);
end

```

A rotina a seguir chama o programa rk4.m ou ode45.m para resolver, através do método Runge-Kutta de quarta ordem, o sistema acima para as condições iniciais informadas.

```

t0 = 0;

```

```
tfinal = 300;  
y0 = [1.2; 0.8];  
  
[t,y] = rk4('sistemaE',[t0 tfinal],y0,(tfinal-t0)./1000);  
%[t,y] = ode45('sistemaE',[t0 tfinal],y0);  
  
[t,y]
```